Zur Phylogenie des Hymenopteren-gehirns.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i/Br.

vorgelegt von

Hans v. Alten
aus Braunschweig.

Mit 4 Tafeln und 28 Figuren im Text.

Jena.
Gustav Fischer.
1910.

Zur Phylogenie des Hymenopteren-gehirns.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg i/Br.

vorgelegt von

Hans v. Alten
aus Braunschweig.

ACAD. LUDWIGS BIBL.

Mit 4 Tafeln und 28 Figuren im Text.

Jena.
Gustav Fischer.
1910.

Von der Fakultät als Dissertation angenommen im Mai 1910.

Dekan:
Geheimrat Prof. Lüroth.

Referent:
Geheimrat Prof. Weismann Exz.

Abdruck aus der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft
Bd. XLVI. N. F. XXXIX. Heft 2. 1910.

Inhalt.

Seite

Einleitung 1
Historische Uebersicht 2
Material und Methoden 4
Die Physiologie der pilzhutförmigen Körper 5
Die Entwickelung der pilzhutförmigen Körper 9
Spezieller Teil.
A. Tenthrediniden 11
B. Cynipiden 22
C. Uroceriden 24
D. Ichneumoniden 29
E. Fossorien und Apiden 35
α) Fossorien und Archiapiden 40
β) Gastrilegiden und Podilegiden 43
γ) Soziale Apiden 55
δ) Schmarotzerbienen 60
F. Vespiden 63
Allgemeiner Teil.
Zusammenfassung und theoretische Verwertung der Untersuchungsergebnisse 67

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543126_0064

Einleitung.

Bei einigen Arten sozial lebender Hymenopteren hat sich die biologisch außerordentlich interessante Tatsache herausgestellt, daß ein sexueller Dimorphismus in bezug auf die Beschaffenheit des Zentralnervensystems besteht, offenbar in ursächlichem Zusammenhang mit der verschiedenen Ausbildung der Instinkte.

Nachdem zuerst Dujardin (1850) eine auffällige Reduktion der „substance corticale" bei der Ameisenarbeiterin bemerkt und auf die Notwendigkeit hingewiesen hatte, die Gehirne der verschiedenen Geschlechter vergleichend-anatomisch zu untersuchen, gab Brandt (1876) zuerst Uebersichtszeichnungen von Gehirnen einer Arbeiterin und Drohne von Apis mellifica und machte auf die bestehenden Unterschiede aufmerksam, während Forel (Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen) dasselbe für die Formicarien konstatierte und an der Hand schematischer Zeichnungen erläuterte.

In neuester Zeit schließlich, nach Beginn meiner eigenen Untersuchungen, ist eine Arbeit von Jonescu (38) erschienen, in der der Verfasser die vergleichende Betrachtung der drei Formen der Bienengehirne auf das genaueste durchführt und die zwischen ihnen bestehenden Unterschiede festlegt.

Es schien mir nun von Interesse zu sein, einmal auf die phylogenetische Entwickelung des Hymenopterengehirns durch Untersuchung der bisher noch gar nicht oder doch nur sehr ungenügend beschriebenen niederen Formen näher einzugehen und dabei festzustellen, ob und in welchem Maße Unterschiede zwischen dem

Zentralnervensystem der solitären und dem der sozialen Hymenopteren bestehen.

Sodann: Ob, wie bei den sozialen Apiden, ein sexueller Dimorphismus auch bereits bei den solitären Arten vorhanden ist, oder ob sich diese Unterschiede im Laufe der Phylogenese erst beim Uebergang von der solitären zur sozialen Lebensweise herausdifferenziert haben.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Weismann, möchte ich an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aussprechen für die Anregung zu diesen Untersuchungen und für das stets rege gütige Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte. Auch Herrn Privatdozent Dr. W. Schleip bin ich für manchen wertvollen Rat und Ueberlassung von Material zu lebhaftem Dank verpflichtet.

Historische Uebersicht.

Nach den Arbeiten der älteren Autoren Swammerdam (1737), Cuvier (1809) und Treviranus (1818) nahm Dujardin (1850) die Arbeiten über das Gehirn von Apis mellifica wieder auf und machte die ersten genaueren Angaben darüber. 14 Jahre später erweiterte Leydig die Untersuchungen seiner Vorgänger und dehnte sie vergleichend auch auf andere Hymenopteren (Ameise, Wespe) aus. Seinen genauen Abbildungen und Beschreibungen ist in bezug auf die äußere Gestalt nur wenig hinzuzufügen gewesen, dagegen bezeichnete er selbst die Kenntnis vom inneren Bau und der Struktur des Arthropodengehirns noch als „ein weites, unbebautes Feld". Seitdem haben jedoch viele Autoren in dieser Richtung gearbeitet, so Rabl-Rückhard (1875), Dietl (1876), Berger, Flögel (1878), dann von neueren Verfassern Viallanes (1886), Cuccati (1888), ferner Kenyon (1896) mit seiner klassischen Arbeit „The brain of the bee", in letzter Zeit endlich Haller (1904), Janet (1905) und Jonescu (1909) und haben uns mit Hilfe der verbesserten neuen Schnitt- und Färbemethoden eine genaue Kenntnis von der Anatomie des Arthropodengehirns, speziell des Gehirns der sozialen Hymenopteren vermittelt.

Haller und Jonescu haben im Beginn ihrer Arbeiten eine so eingehende Zusammenstellung und Vergleichung der bis jetzt bekannten Tatsachen gegeben, daß ich wohl darauf verweisen kann. Ich möchte an dieser Stelle nur eine Tabelle der einzelnen Teile des Gehirns von Apis mellifica (nach Jonescu) mit ihren Namen

und Synonymen wiedergeben und behalte mir eine ausführliche Besprechung einzelner für diese Arbeit besonders wichtiger Teile für spätere Kapitel vor.

Wir unterscheiden:

I. Das Oberschlundganglion. (Le cerveau, VIALLANES; Dorsocerebrum, KENYON.)

A. Protocerebrum.

a) Die Protocerebralloben. (Les lobes protocérébraux, VIALLANES; Fig. 4, 16 *L.pr.*)

b) Die pilzhutförmigen Körper. (Les corps pédonculés, DUJARDIN; Mushroom bodies, KENYON; Fig. 5 *PK.*)

c) Der Zentralkörper. (Fächerförmiges Gebilde, DIETL; Fig. 19 ff., *CK.*)

d) Die Kerne des Zentralkörpers. (Les tubercules du corps central, VIALLANES; Ocellarglomerulen, KENYON; Fig. 17 *Gl.oc.*)

e) Die Intercerebralbrücke. (Ocellarnervenbrücke, JONESCU; le pont des lobes protocérébraux, VIALLANES; the fibrillar arch, KENYON; Fig. 14, Textfig. 4, *Po.int.*)

f) Die Ocellarnerven (Fig. 20 *N.oc*).

g) Lobus opticus. (Sehlappen, LEYDIG; Fig. 1—6, *L.opt.*)

1. Die subretinale Nervenbündelschicht. (La couche des fibres post-rétiniennes, VIALLANES; Fig. 7 *SNbs.*)
2. Die äußere Fibrillärmasse. (Fig. 7 *M.m.e.*)
3. Die äußere Kreuzung. (Fig. 11 *Ch.e*).
4. Die mittlere Fibrillärmasse. (Fig. 7 *M.m.m.*)
5. Die mittlere Kreuzung. (Fig. 11 *Ch.m*).
6. Die innere Fibrillärmasse. (Fig. 7 *M.m.i*).
7. Die innere Kreuzung. (Fig. 7 *Ch.i.*)

B. Deutocerebrum.

a) Die Lobi olfactorii. (Riechlappen, LEYDIG; lobe olfactive, VIALLANES; Fig. 1—6, 16, *L.olf.*)

b) Die sensiblen Antennalnerven I u. II.

c) Die motorischen Nerven der Antenne.

C. Tritocerebrum.

Nach VIALLANES: Der Labrofrontalnerv.

Nach HALLER: Der innere motorische Nerv der Antenne.

Nach JANET: Le nerf du muscle dilatateur inférieur du pharynx.

II. Das Unterschlundganglion. (Ventrocerebrum, KENYON.)
   a) Konnektive des Oberschlundganglions mit dem Unterschlundganglion (Textfig. 8 b, *C.oe*).
   b) Mandibularganglion.
   c) Maxillarganglion.
   d) Labialganglion.

Material und Methoden.

Einen Teil der verarbeiteten solitären Apiden, dem hiesigen Zoologischen Institut von Dr. FRIESE-Schwerin geliefert, stellte mir Herr Geheimrat Prof. WEISMANN in liebenswürdigster Weise zur Verfügung. Einen anderen Teil sowie viele Vespiden und Bombus-Arten fing ich selbst im Laufe des Sommers 1909 im Schwarzwald und an den sonnigen Lößwänden des Kaiserstuhles, während mir die Tenthrediniden in gut konserviertem Zustande Herr Lehrer P. EIGEN-Solingen besorgte.

Ein Teil des Materials war nur in Alkohol konserviert, wobei zwar die allgemeinen Größe- und Lageverhältnisse der Teile des Cerebrums noch gut erkennbar waren, feinere Strukturverhältnisse jedoch nicht immer mehr ausreichend studiert werden konnten.

Auf frisch gefangene Tiere wurde in einigen Fällen die HENNINGsche Mischung angewandt (Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. VII, 1900. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXVI, 1904). Weit bessere Resultate ergab aber das heiß angewandte GILSONsche Sublimatgemisch in der von PETRUNKEWITSCH angegebenen Modifikation (vergl. A. PETRUNKEWITSCH, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in Zool. Jahrb., Bd. XIV, Anat., 1901, p. 4).

Am geeignetsten erwies sich eine ca. 9-proz. Formollösung, in welche die frisch exzidierten Gehirne oder die Tiere in toto gebracht wurden, nachdem ihnen zum besseren Eindringen der Fixierungsflüssigkeit mit der Schere die Mundteile an der Basis abgeschnitten oder die Kopfhöhle durch Abtrennen der vorderen Chitindecke eröffnet war.

Die Gehirne wurden in den meisten Fällen vor oder nach der Fixation herauspräpariert und in Serienschnitte zerlegt, und zwar in Frontalschnitte (parallel der Vorderfläche des Kopfes), Sagittalschnitte (in der Richtung der Sagittalebene) und Hori-

zontalschnitte (senkrecht zur Frontal- und Medianebene). Zum Färben der Präparate benutzte ich im allgemeinen Hämatoxylin (Delafield) mit Gegenfärbung durch salzsaures Eosin oder Pikrokarmin. Zum speziellen Studium des Faserverlaufes wurde nach Sublimatfixierung Pikronigrosin angewandt, nach Formolfixierung eine Imprägnation mit Kupfersulfat und darauffolgende Färbung mit Hämatoxylin-Weigert oder Hämatoxylin-Kenyon (vgl. Kenyon, The brain of the bee. Die Lösung setzt sich zusammen aus 1 ccm Phosphormolybdänsäure 10-proz., 1 g Hämatoxylinkristallen, 6 bis 10 g Chloralhydrat, 100 ccm Aqua destillata). Diese Methode ergibt ausgezeichnete Resultate, wenngleich durch die Homogenität der Färbung die Uebersicht etwas erschwert wird. Totalpräparate wurden mit Boraxkarmin behandelt.

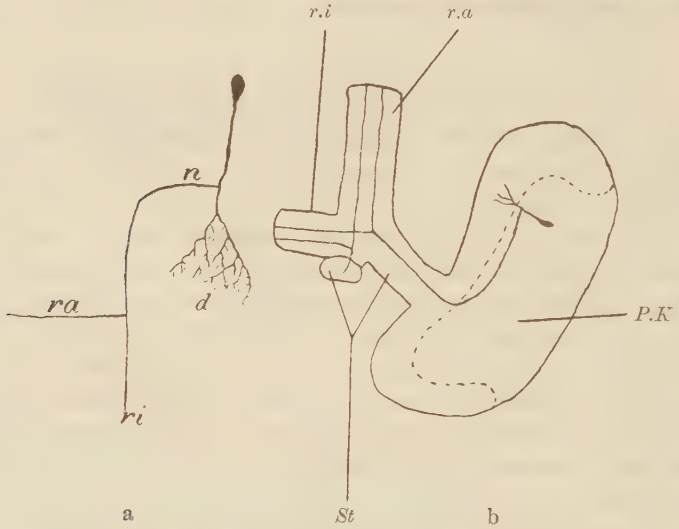
Die Physiologie der pilzhutförmigen Körper.

Da uns im weiteren Verlaufe die pilzhutförmigen Körper in erster Linie interessieren werden, möchte ich zunächst kurz auf ihre Bedeutung eingehen.

Dujardin (20), der sie zuerst entdeckte und sie nach ihrem Aussehen an transparenten Totalpräparaten „lobes à convolutions“ nannte, verglich sie mit den Windungen des menschlichen Großhirns und bezeichnete sie als „Organe der Intelligenz“. Diese Ansicht blieb jedoch nicht unwidersprochen. Leydig (45), der die pilzhutförmigen Körper als „gestielte Körper“ beschrieb, hielt es für nicht unwahrscheinlich, daß ihre Entwickelung mit der zunehmenden Ausbildung und Steigerung des Sehvermögens Hand in Hand ginge, wogegen Rabl-Rückhard (54) den Einwand erhob, daß sie auch bei einer blinden afrikanischen Ameise, Typhlopone, sehr gut ausgebildet seien, also mit dem Sehvermögen direkt nicht in Verbindung gebracht werden können. (Nach Haller steht sogar die Entwickelung der pilzhutförmigen Körper im umgekehrten Verhältnis zu der Ausbildung des Lobus opticus.) Dietl (19) neigt nicht der Ansicht einer intellektuellen Funktion zu, obgleich er diese Organe höher entwickelt fand bei Hymenopteren als bei Orthopteren; Forel (28) dagegen, dem sich Brandt anschließt, teilt die Auffassung Dujardins und stützt sich dabei auf seinen Befund der verschiedenen Ausbildung bei den Ameisenmännchen, -weibchen und -arbeiterinnen; auch Flögel (26), der durch ausgedehnte vergleichend-anatomische Untersuchungen die Formen feststellte, bei denen sich geringere und bei denen sich mächtigere

pilzhutförmige Körper finden, liefert wertvolles Material zur Unterstützung dieser Ansicht. Die Arbeit von Jonescu schließlich zeigt, daß bei den drei Formen der Bienen Unterschiede vorhanden sind, die auf der verschiedenen Entwickelung der Instinkte beruhen, und daß diese Unterschiede sich in erster Linie in der Größe und Gestalt der pilzhutförmigen Körper bemerkbar machen.

Auch durch physiologische Experimente versuchte man die unentschiedene Frage zu lösen. Faivre (24) hatte gefunden, daß das Ventrocerebrum der Sitz der Koordination der Muskelbewegungen des Körpers ist, worauf Binet (11) das Dorsocerebrum für „den Sitz der Macht erklärte, welche diese Bewegungen dirigiert". Nach ihm verhält sich ein enthirntes Insekt ähnlich wie



Textfig. 1. a „Intellectiv cell" des pilzhutförmigen Körpers von Apis mell., b pilzhutförmiger Körper der rechten Seite von oben. Der äußere *P.K* im Schnitt, der innere abgeschnitten. Nach Kenyon.
d Dendrit, *n* Neurit, *r.a* vordere Wurzel, *r.i* innere Wurzel, *P.K* pilzhutförmiger Körper, *St* Stiel.

ein der Großhirnhemisphären beraubtes Wirbeltier (Taube); es lebt noch monatelang, frißt, wenn man das Futter unmittelbar zwischen die Palpen plaziert, ist aber unfähig, zu dem Futter zu gehen, selbst wenn es nur ganz wenig von seiner Stellung entfernt ist. Schon Kenyon weist aber darauf hin, daß diese Resultate nicht ganz einwandfrei sind, da bei den erwähnten Experimenten weder Riech- noch Sehreize in motorische Impulse verwandelt werden konnten; ob sich das Insekt ebenso verhalten würde, wenn

Lobi optici und Lobi olfactorii intakt gelassen und nur die pilzhutförmigen Körper zerstört würden, ist eine Frage, die damit noch nicht beantwortet ist, und deren Lösung sich allerdings nicht unerhebliche technische Schwierigkeiten in den Weg stellen dürften.

Die rein anatomische Untersuchung hat gleichfalls recht interessante Ergebnisse gezeitigt. Kenyon (40) hat mit Hilfe seiner Bichromat-Silbermethode gefunden, daß die Ganglienzellen der pilzhutförmigen Körper der Biene eine von allen anderen Ganglienzellen auffallend verschiedene Form besitzen, die eine gewisse Aehnlichkeit mit der Form der Purkinjeschen Zellen bei höheren Wirbeltieren aufweist. Jede Zelle im Kelche der pilzhutförmigen Körper (Textfig. 1 A und B) entsendet einen fein verästelten Dendriten *(d)* in die Fibrillärsubstanz der Wand; dieser gibt kurz vor seinem Eintritt einen feinen Ast, den Neuriten *(n)* ab, der sich an der Wand des Bechers hin zum Stiele *(St)* begibt, in welchem er bis zum Ursprung der äußeren *(ra)* und inneren Wurzel *(ri)* fortzieht, wo er sich dann dichotomisch teilt (Kreuzung der Stiele) und je einen Zweig in jede Wurzl entsendet. Diese „intellectiv-cells" sind nach Kenyon für das Bienengehirn charakteristisch und finden sich z. B. nicht bei den höheren Crustaceen, so daß die dort vorkommenden Ganglienzellanhäufungen nicht mit den pilzhutförmigen Körpern der Apiden homologisiert werden können.

Außer diesen „intellectiv-cells" unterscheidet Kenyon (39) noch 5 andere Elemente im Bienengehirn.

1) Sensible Fasern (Afferent or sensory fibers).
2) Verbindungsfasern (Connecting fibers).
3) Motorische Fasern (Efferent fibers).
4) Kommissurenfasern (Commissural fibers).
5) Associationsfasern (Association fibers).

Durch mannigfache Faserzüge und Kommissuren stehen die pilzhutförmigen Körper mit allen wichtigen Zentren des Gehirnes in Verbindung. Die Assoziationsfasern erlauben zum Teil einem eindringenden sensiblen Reize, sofort auf eine motorische Zelle überzuspringen, wodurch eine Verbindung zustande kommt analog dem Reflexbogen höherer Tiere. Die übrigen erlauben dem Reize, einen direkten (Reflex) oder indirekten Weg zu nehmen, nämlich zunächst zu den Zellen der pilzhutförmigen Körper und von dort durch die Fasern einer oder mehrerer Assoziationszellen auf die motorischen Zellen. Aus diesen Ueberlegungen kommt Kenyon zu dem Schluß, daß die Zellen der pilzhutförmigen Körper, „so

ausgezeichnet durch ihre Form und Lage, die Elemente sind, welche die Handlungen kontrollieren oder hervorbringen, die man als intelligent bezeichnet" (Kenyon).

Auf Grund dieser physiologischen, anatomischen und vergleichend-anatomischen, sowie auf Grund der nachfolgenden Befunde wird man, wie ich gleich hier bemerken möchte, wohl nicht zu weit gehen, wenn man die pilzhutförmigen Körper als hauptsächlichste Reflex- und Assoziationszentren des Hymenopterengehirnes anspricht. Man würde sie auch als „Organe der Intelligenz" bezeichnen können, wenn man annimmt, daß die Bienen psychische Fähigkeiten im Sinne Bethes (Empfindungsvermögen, Fähigkeit, auf Grund von Gedächtnis und Erfahrung neue Assoziationen zu bilden) besitzen, was auf der einen Seite ebenso lebhaft bestritten (Bethe) wie auf der anderen Seite behauptet wird (v. Buttel-Reepen, Forel, Wasmann).

Die Ausbildung des Syncerebrums kann nun durch mannigfache Momente beeinflußt werden. Die äußere Gestalt z. B. (Viallanes) durch die Art der Nahrung, indem ein weiter Oesophagus eine Verlängerung der Schlundkommissuren bedingt und die Teile des Subösophagealganglions mehr auseinanderhält (Blatta, Coleopteren) als ein enger (Hymenopteren, Dipteren). Diese Verlängerung der Schlundkommissuren kann so weit gehen, daß das Subösophagealganglion in den Prothorax zu liegen kommt (Rhizotrogus, Binet); ferner kann auch die bloße Form des Kopfes von Bedeutung sein. Die weitgehendsten Veränderungen aber werden die Hirnteile erfahren, die mit der zunehmenden Entfaltung der Sinnesorgane bestimmt sind, die von diesen übermittelten Reize weiterzuleiten, beziehentlich zu verarbeiten. So wird eine höhere Ausbildung des Sehvermögens auf die Entwickelung des Lobus opticus (Libellen), des Riechvermögens auf den Lobus olfactorius, schließlich eine Steigerung und Komplizierung der Instinkte auf die Entwickelung der pilzhutförmigen Körper einwirken.

Demgemäß werden wir bei der vergleichenden Betrachtung einer relativ so geschlossenen Gruppe wie der Hymenopteren die auffallendsten Verschiedenheiten an den drei genannten Hirnteilen zu finden erwarten, weshalb man diese vielleicht auch mit einer gewissen Einschränkung als variable Teile den übrigen als konstanten gegenüber stellen kann, ähnlich wie es Jonescu für die drei Formen von Apis mellifica vorschlägt. Die Entwickelung dieser drei variablen Teile werden wir daher auch in erster Linie berücksichtigen.

Die Entwickelung der pilzhutförmigen Körper.

Die niedersten Formen der pilzhutförmigen Körper der Arthropoden, als welche einfache Differenzierungen in der Ganglienzellrinde des Protocerebrums anzusehen wären, finden sich nicht mehr vor, denn auch bei den niedersten Formen der Tracheaten, den Onychophoren und Myriapoden, weisen sie doch bereits einen solchen Grad der Ausbildung auf, daß wir sie nicht mehr als ursprünglich ansehen können (Haller 33). Bei den Branchiaten finden sich niedere, myriapodenähnliche Zustände bei den Isopoden (Leydig), aber die Globuli sind dort so weit nach rückwärts verschoben, daß sie bei Porcellio scaber (Haller) sogar das Antennalganglion berühren, und diese Rückwärtsverschiebung erhält sich auch bis zu den Decapoden (Bellonci, Krieger, Bethe). Da ferner Berger bei den Entomostraken (Phyllopoden, Artemia) noch keine Spur einer Differenzierung hat feststellen können, so ist wohl zweifellos für die beiden Unterstämme der Branchiaten und Tracheaten nicht nur eine konvergente Entwickelung, sondern auch eine diphyletische Entstehung der pilzhutförmigen Körper anzunehmen, ähnlich, wie man eine solche für das Facettenauge bereits annimmt.

Die für die Tracheaten einfachsten Verhältnisse finden wir, wie zu erwarten war, bei den Onychophoren. Die Ganglienzellrinde des Gehirns von Peripatus capensis (Balfour 2, St. Remy 55) besteht fast vollständig aus gleichartigen, protoplasmaarmen Elementen, während Zellen mit relativ reichlichem Protoplasma nur wenig zahlreich und zerstreut auftreten. Außerdem sind aber diese protoplasmaarmen Zellen an zwei Stellen noch enger gelagert und mit Farbstoffen stärker tingierbar als die der Umgebung, und zwar jederseits in der mittleren Region des Cerebrums nach vorn und etwas ventral gerichtet. Diese Zellmassen (masses ganglionnaires antérieures, St. Remy) sind den Globuli resp. pilzhutförmigen Körpern der höher organisierten Tracheaten homolog. Die Fortsätze dieser einheitlichen Zellmassen formieren sich jederseits zu zwei Fibrillenbündeln, die sich jedoch noch scheinbar innerhalb des Globulus vereinigen und als „Stiel“ zu der sogenannten „Medullarmasse“ ziehen, die durch zahlreiche Fortsätze mit der übrigen Ganglienzellmasse und mit allen anderen Teilen des Gehirns, wahrscheinlich auch mit der Medullarmasse und dem Stiele der gegenüberliegenden Seite in Verbindung steht.

Wir sehen also, daß bei Peripatus capensis zwar erst jeder-

seits unpaare Differenzierungen der Hirnrinde vorhanden sind; die jedoch in jedem Globulus paarig entspringenden Fibrillenbündel weisen auf eine spätere Trennung hin, die weiter fortgeschritten, bereits bei den Myriapoden beobachtet werden kann.

Unter diesen fand HALLER einfachere Verhältnisse bei den Chilopoden als bei den Diplopoden. Seine Abbildung des Gehirns von Iulus terrestris zeigt deutlich, daß die Globuli sich von der vorderen ventralen Fläche des Cerebrums mehr auf den dorsalen Teil desselben verschoben haben, und daß der Beginn einer Einschnürung am Rande eines jeden zu erkennen ist, ohne daß es jedoch zu einer vollständigen Teilung kommt. Aus dem hinteren und seitlichen Teile eines jeden Globulus zieht ein Stiel zunächst abwärts zur Mittellinie und vereinigt sich dort, nach Abgabe einer Kommissur, mit dem der gegenüberliegenden Seite. Gesondert davon sammeln sich Fasern aus den medialen Teilen der Globuli, die gleichfalls durch eine direkte Kommissur in Verbindung stehen, nehmen sodann einen nach unten gerichteten Verlauf, seitlich und hinter dem gemeinsamen ersten Stiele gelegen, mit dem sie dann schließlich vereinigt ventralwärts und nach vorn umbiegen und unter der vorderen Ganglienzellage des Gehirns endigen (cf. HALLER 33, Taf. 12, Fig. 4, 5).

Von nun an müssen wir, auch wenn wir für die Tracheaten eine monophyletische Entstehung der pilzhutförmigen Körper annehmen, doch ihre weitere Ausbildung bei den einzelnen Ordnungen der Hexapoden als getrennt und eventuell konvergent ansehen, da man fast bei allen Insektenordnungen verschiedene Stadien der Ausbildung bei den einzelnen Unterordnungen und Familien antrifft.

So ist z. B. nach FLÖGEL (26) bei einigen kleinen Schmetterlingen nur erst jederseits ein Globulus mit noch eben erkennbarer Wandsubstanz vorhanden, während bei Cossus, Sphinx und Vanessa 4 Globuli mit wohlausgeprägten, wenn auch kleinen Bechern vorkommen. Bei niederen Orthopteren (Forficula, Acridium) finden sich nur 2 Globuli, deren Marksubstanz noch eine einfache breite Platte bildet, während sich bei Acheta und Gryllotalpa bereits eine beginnende Teilung derselben anbahnt (DIETL), die bei Blatta (NEWTON, HALLER) durchgeführt ist; bei der dann die pilzhutförmigen Körper eine Ausbildung erfahren fast wie bei den Hymenopteren.

Aehnlich findet HALLER bei einer Coleoptere, Procrustes coriaceus, die Zelllage der Globuli von der Umgebung noch nicht

differenziert, obgleich sich schon jederseits zwei Stiele vorfinden, wogegen sich bei Dytiscus (Berger) und Hydrophilus (Flögel) die Ganglienzellen der Globuli deutlich von den benachbarten abheben und sich jederseits in zwei Teile getrennt haben.

Wenn wir aber demnach in jeder Ordnung eine selbständige und konvergente Entwickelung annehmen, so ist damit nicht ausgeschlossen, daß die bei einzelnen Arten auftretenden Formen auch als Resultat einer Rückbildung angesehen werden können.

A. Tenthrediniden.

Untersucht wurden die Arten:

Tenthredo mesomelaena,
Tenthredo flava,
Allanthus scrophulariae,
Allanthus arcuatus,
Encarsioneura Sturmii.

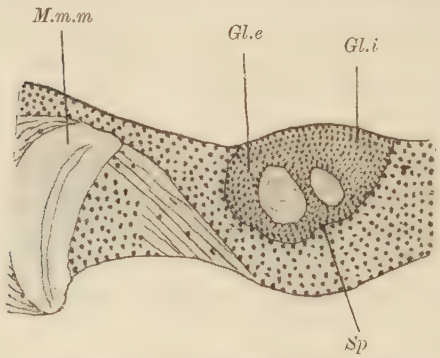
Einleitend möchte ich bemerken, daß für die untersuchten Arten, absolute Differenzen in der Größe ausgenommen, keinerlei merkliche Verschiedenheiten festzustellen waren, so daß die nachfolgende Beschreibung für die bearbeiteten Formen allgemeine Gültigkeit haben dürfte.

Ueber das Gehirn der Blattwespen ist mir bisher nur eine kurze Notiz von Flögel (26) bekannt, der bei Tenthredo ribis „rudimentäre Becher“ konstatierte, ähnlich wie bei Neuropteren und Coleopteren.

Eine Frontalansicht des in toto herauspräparierten und unter Alkohol gezeichneten Gehirns von Tenthredo flava gibt Fig. 1 (Taf. 1). Wir erkennen daran die in der Mitte liegende Hauptmasse des Syncerebrums, von der sich nach vorn und etwas ventral gerichtet die Lobi olfactorii abheben und in die Antennalnerven *(Na)* fortsetzen. Die vordere Fläche zeigt eine ganz seichte, nur schwer erkennbare mediale Furche, die sich am oberen dorsalen Rande des Gehirns durch eine kleine Einziehung bemerkbar macht („le sillon cérébral médian, Viallanes). Eine weitere Differenzierung ist äußerlich ohne weiteres nicht erkennbar, insbesondere keine Vorwölbung an der dorsalen Fläche, welche auf das Vorhandensein der pilzhutförmigen Körper schließen ließe. An diesen mittleren Teil schließt sich scharf abgesetzt jederseits der voluminöse, gut entwickelte Lobus opticus *(L.opt)* an, mit der auf die vordere Fläche herübergreifenden Retina *(Ret)*.

Die Schnitte verschaffen uns die weitere Kenntnis von dem inneren Bau des Gehirns, das alle wesentlichen Bestandteile des Gehirns der sozialen Hymenopteren, freilich in verschiedener Ausbildung, besitzt.

Die Globuli[1]) zeigen sich als jederseits unpaare Differenzierungen im Ganglienzellbelage des Gehirns. Eine Zweiteilung ist durch eine schwache Einziehung (Textfig. 2, *Sp*) am hinteren Rande angedeutet, jedoch noch nicht durchgeführt, weswegen auch die Spaltfurche (la scissure du corps pédonculé, VIALLANES) nicht klar ausgeprägt ist. Diese besonders bei höchststehenden Hymenopteren (Vespa) sehr scharf ausgeprägte Spaltfurche bildet bekanntlich die äußerlich sichtbare Grenze zwischen den Ganglienzellen, die der inneren und denen, die der äußeren Markmasse (Becher) der pilzhutförmigen Körper zugehören. Diese Grenze existiert natürlich auch bei den Tenthrediniden und wird zweifellos durch die auf der Hinterseite der Globuli befindliche Einziehung zwischen den beiden Markmassen hindurch von hinten medial nach vorn lateral verlaufen. Trotz der nicht ganz vollständigen Trennung spreche ich daher zur leichteren Verständigung von einem Globulus externus und internus (vergl. auch Uroceriden und Cynipiden).



Textfig. 2. Horizontalschnitt durch die linke Hälfte des Gehirns von Allanthus scrophulariae.
Gl.i Globulus internus, *Gl.e* Globulus externus, *M.m.m* mittlere Markmasse des Lobus opticus, *Sp* Andeutung der Spaltfurche. Vergr. 1 : 80.

Die Globuli liegen, sich in der Medianlinie mit denen der anderen Seite nicht berührend (s. auch Fig. 7, Taf. 2), auf der dorsalen Fläche des Protocerebrums und greifen etwas auf die hintere hinüber, wobei der innere (Textfig. 2 *gl.i*) etwas nach vorn gegenüber dem äußeren hinteren *(gl.e)* verschoben ist. Die Zellen der Globuli sind scharf gegen die ihnen jederseits benachbarten Zellen der Pars intercerebralis HALLER (Fig. 7 *P.i*, Taf. 2)

1) Als „Globuli" bezeichne ich die bei höheren Apiden jederseits paarigen Ganglienzellanhäufungen mit ihren Markmassen, von denen je zwei auf einer Seite einen pilzhutförmigen Körper bilden.

abgesetzt und unterscheiden sich auch von denen der Sehganglien auffällig durch ihre Größe, Lagerung und Verhältnis von Kern zu Protoplasma. Fig. 8 a—c (Taf. 2) gibt zur Erläuterung dieser Verhältnisse die drei Zelltypen bei gleicher Vergrößerung wieder.

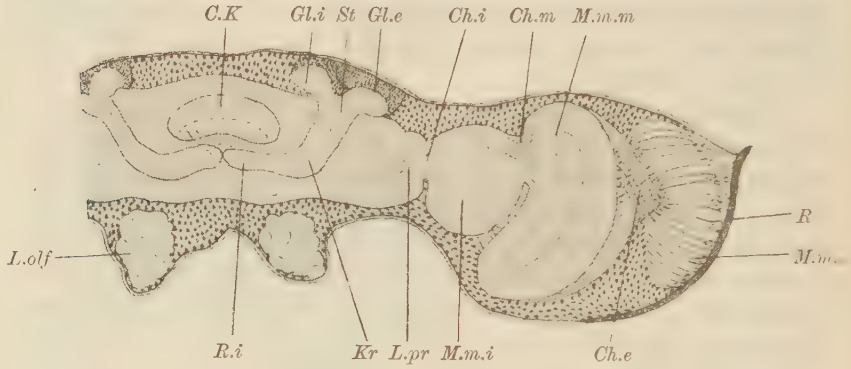
Fig. 8 a (Taf. 2) zeigt eine der im übrigen nicht gleich großen Zellen der Pars intercerebralis. Die große birnenförmige Zelle enthält sehr reichliches, fein gekörntes Protoplasma, in dessen Mitte, durch einen hellen Hof von ihm abgesetzt, sich der etwa $^1/_8$ des Zellvolumens besitzende Kern befindet. Das Chromatin derselben ist zum Teil in feinen Bröckchen auf den Maschen des Liningerüstes verteilt, zum größten Teil in dem stark färbbaren Nucleolus vereinigt.

Die Zellen des Lobus opticus (Fig. 8 b, Taf. 2) sind wesentlich kleiner und in ihrer äußeren Form unregelmäßig gestaltet, untereinander dagegen von annähernd derselben Größe. Sie liegen eng aneinander in dem feinen, sie umhüllenden Neuroglianetz, durch das hindurch sie nach HALLER durch Protoplasmabrücken in Verbindung stehen (Blatta). Ich habe bei den Tenthrediniden solche Protoplasmabrücken nicht deutlich nachweisen können, möchte jedoch ihre Existenz deswegen nicht ohne weiteres in Abrede stellen. — Die Zellen sind bedeutend ärmer an Protoplasma als die Elemente der Pars intercerebralis, dagegen ist ihr Kern relativ größer als bei diesen, er nimmt etwa $^1/_4$ des gesamten Zellvolumens ein; sein Chromatin ist in feinen Bröckchen verteilt, ein Nucleolus fehlt dagegen.

Noch kleiner sind die Zellen der Globuli (Fig. 8 c, Taf. 2), die im übrigen unter sich gleich groß sind und eng aneinander liegen. Das Verhältnis von Kern zu Protoplasma verschiebt sich hier noch mehr zugunsten des ersteren, der nahezu die ganze Zelle ausfüllt, im inneren reichliches, in Brocken zerstreutes Chromatin enthält und bekanntlich außerordentlich stark färbbar ist. Die Zellen senden Fortsätze gegen die Nachbarzellen aus, von denen bei manchen einer in einen sehr feinen, fadenförmigen Neuriten ausläuft. Diese sammeln sich nun jederseits zu zwei umfangreichen Faserbündeln, den Stielen. Diese, als Marksubstanz der Globuli, bilden noch nicht die Becherform der höheren Apiden, auch die Form einer Schale besitzen sie noch nicht einmal andeutungsweise, sondern zeigen lediglich an ihren Enden kolbenähnliche Auftreibungen (Textfig. 3 *St*).

Die Stiele legen sich sehr bald noch innerhalb der sie umgebenden Zellmasse der Globuli nebeneinander (Fig. 7 *St*, Taf. 2)

und nehmen zusammen einen eigentümlichen Verlauf, zunächst nach abwärts bis zu dem tiefsten Punkte, der sich auf einer Ebene unterhalb des Zentralkörpers befindet. Dabei ziehen die Stiele zunächst etwas nach hinten und beschreiben einen schwachen Bogen mit der Konkavität nach vorn und oben (Sagittalschnitt Fig. 9 *St*, Taf. 2) und einen weiteren Bogen, der mit der Konkavität medianwärts gerichtet ist. An dem tiefsten Punkte findet sodann die Kreuzung der Stiele statt (Fig. 11 *Kr*, Taf. 2), deren Fasern sich hier durchdringen und in der eingangs erwähnten



Textfig. 3. Schnitt durch das Gehirn von Tenthredo flava ♀. Ebene zwischen der Horizontal- und Frontalebene. Halbschematisch (der eingezeichnete Globulus internus ist auf dem Präparat nicht mehr getroffen).

R Retina, *M.m.e*, *M.m.m.*, *M.m.i* äußere, mittlere und innere Fibrillärmasse, *Ch.e*, *Ch.m*, *Ch.i* äußere, mittlere und innere Kreuzung, *St* Stiel, *Kr* Kreuzung, *R.i* innere Wurzel, *L.pr* Lobus protocerebralis, *Gl.i* Globulus internus, *Gl.e* Globulus externus, *C.K* Centralkörper, *L.olf* Lobus olfactorius. Vergr. 1 : 64.

Weise dichotomisch teilen, indem sich der eine Ast in die hier entspringende vordere, der andere in die innere Wurzel begibt.

Die vordere Wurzel zieht sodann direkt nach vorn, sich etwas nach oben (Fig. 10 *R.a*, Taf. 2) und lateralwärts (Fig. 11 *R.a*, Horizontalschnitt, Taf. 2) biegend und endet in einer keulenförmigen Auftreibung unter dem Ganglienzellbelage der Vorderseite des Gehirns, während die innere Wurzel (Textfig. 3; Fig. 7, 11 *R.i*, Taf. 2) etwas nach hinten und wieder ansteigend verlaufend in der Mittellinie unter dem Zentralkörper *(CK)* mit der von der anderen Seite kommenden zusammentrifft, ohne sich jedoch mit ihr zu vereinigen („Balkennaht" der älteren Autoren).

Diese eigenartigen Verhältnisse machen es unmöglich, den ganzen Verlauf der Stiele — auch mit Ausschluß der vorderen Wurzeln auf einem Frontalschnitte zu verfolgen. Die Textfig. 3

eines Schnittes, der in der Richtung von hinten oben nach unten vorn geführt wurde, ist daher etwas schematisiert, da der eingezeichnete Globulus internus nicht mehr getroffen ist. Auf der Fig. 7 (Taf. 2) ist der linke Stiel dreimal angeschnitten.

Lobus opticus.

Haller hat den Satz ausgesprochen, daß die Entwicklung der pilzhutförmigen Körper im umgekehrten Verhältnis zu der des Lobus opticus steht. Diesem Satze kann eine allgemeine Gültigkeit nicht abgesprochen werden, wenn auch in einzelnen Fällen Ausnahmen konstatiert werden können. Bei den Tenthrediniden ist im Gegensatz zu der geringen Entwickelung der Globuli der Lobus opticus in allen typischen Teilen sehr gut ausgebildet (Fig. 7, 11, Taf. 2).

Auf die zu äußerst liegende Retina *(Ret)* folgt die subretinale Nervenbündelschicht (*S.Nbs*, la couche des fibres post-rétiniennes, Viallanes), deren Fasern zu der äußeren Fibrillärmasse hinüberleiten *(M.m.e)*. Diese, in ihrer Gestalt einer konkav-konvexen, mit der Konkavität medialwärts gerichteten Linse gleichend, entspricht in Ausdehnung und Form dem Facettenauge und zeigt ähnliche Strukturverhältnisse wie bei Apis mellifica. Zu äußerst unterscheidet man eine Ganglienzellschicht (la couche à noyaux, Viallanes, Fig. 7, 11 *a*, Taf. 2), auf diese folgt eine Schicht von Fibrillärsubstanz (la couche des palissades, Viallanes; Spindelschicht, Jonescu), die dritte Schicht wird gebildet von kleinen, schwach tingierbaren Zellen und einem Fibrillennetz, an dem man wieder drei Teile unterscheidet. Zwei äußere feine Fibrillennetze, die von den Fortsätzen der zu beiden Seiten liegenden Ganglienzellen gebildet werden (Figg. 7, 11 *b*, Taf. 2), und die beide ein mittleres dickeres Fibrillennetz einschließen. In bezug auf die feinere Struktur der Spindeln und auf die Beziehung der ersten Ganglienzellage *(a)* zu diesen und den subretinalen Nervenbündelfasern verweise ich auf Jonescu; sie ist dieselbe wie bei Apis mellifica. Die aus der äußeren Fibrillärmasse austretenden Nervenfasern begeben sich durch die äußere Kreuzung (Chiasma externum, Fig. 7, 11 *Ch.e*, Taf. 2) zu der mittleren Fibrillärmasse (Massa medullaris media, *M.m.m*). Die Fasern dieser äußeren Kreuzung, die nur auf Sagittal- und Horizontalschnitten gut verfolgt werden kann, setzen sich zusammen zum kleineren Teil aus den Neuriten der Zellen *a* der äußeren Markmasse (Kenyon), indem diese die Spindelschicht durchlaufen und durch die Kreuzung direkt in die mittlere Fibrillär-

masse eindringen. Den größeren Teil bilden die Neuriten der Ganglienzellen um die mittlere Fibrillärmasse (Haller, Parker) und um die äußere Kreuzung (Jonescu). Diese Neuriten dringen distalwärts in die Fibrillärmasse ein.

Die mittlere Fibrillärmasse *(M.m.m)* die gleichfalls die Gestalt einer konkav-konvexen Linse besitzt, blickt bei den Tenthrediniden mit ihrer konkaven Oberfläche lateral-, mit der konvexen medialwärts (Fig. 11, Taf. 2). Der vorwiegend radiale, zum Teil auch tangentiale Verlauf der Fasern bedingt eine eigentümliche Struktur der Markmasse, an der man zwei dunkle äußere und einen hellen mittleren Bezirk unterscheiden kann.

Die mittlere Kreuzung (Chiasma medium, *Ch.m*), gleichfalls auf Horizontalschnitten besonders deutlich, verbindet die mittlere mit der inneren Markmasse. Außerdem ist die mittlere Markmasse noch direkt mit den Lobi protocerebrales verbunden. Zunächst durch den Fasciculus superior anterior (Fig. 16 *F.s.a*, Taf. 2; Fig. 18, Taf. 3. Diese Verbindung, ebenso wie alle folgenden, existiert auch bei den Tenthrediniden. Da sie jedoch zum Teil auf den abgebildeten Schnitten nicht getroffen sind, verweise ich in solchen Fällen zur Orientierung auf andere Hymenopterenschnitte, auf denen sie abgebildet werden konnten). Dieser entspringt vom vorderen oberen bis mittleren Rande der mittleren Fibrillärmasse; ein Teil seiner Fasern dringt direkt in die Marksubstanz der Globuli ein (cf. Fig. 23, Taf. 3), ein Teil geht nach unten zum „Fasciculus optico-antennalis“ und kreuzt sich dabei mit einem aus dem unteren Rande der mittleren Markmasse kommenden Bündelchen (unterer Teil des Fasciculus superior anterior, cf. Fig. 26 *UT*), dessen Fasern zum Teil in die Becher gehen, zum Teil zum Fasciculus optico-antennalis (Jonescu). Der mittlere Teil des Fasciculus superior anterior gibt gleich nach seinem Austritt aus der Markmasse den Fasciculus superior posterior ab, (Faisceau supéro-postérieur, Viallanes; cf. Fig. 18 *F.s.p*, Taf. 3), der sich mit dem der Gegenseite durch die Kommissuren verbindet, so eine direkte Verbindung zwischen den mittleren Markmassen beider Lobi optici herstellend. — Weitere Fasern des Fasciculus superior anterior treten in das Protocerebrum ein und gehen durch die vordere Kommissur (Fig. 11 *C.a*, Taf. 2) auf die andere Seite. Schließlich geht noch von dem Ursprung des Fasciculus superior posterior ein direktes Bündelchen (Faisceau anastomotique, Viallanes) zur inneren Fibrillärmasse.

Die innere Fibrillärmasse (*M.m.i* Fig. 7, 11, Taf. 2) zeigt auf

Frontalschnitten eine kreisförmige, auf Horizontalschnitten eine mehr ovale Gestalt. Strukturell kann man an ihr einen distalen, radiär gestreiften, und einen proximalen, mehr homogen aussehenden Teil unterscheiden. Nach Jonescus Befunden an Puppen von Apis mellifica soll diese innere Medullarmasse als aus zwei Linsen, einer äußeren konkav-konvexen und einer inneren mehr bikonvexen verschmolzen zu denken sein, wodurch er eine Homologisierung mit dem Lobus opticus der Crustaceen ermöglichen zu können glaubt. Danach entspräche die äußere Medullarmasse der Hymenopteren dem „first optic Ganglion“ (Parker, 53) der Crustaceen, die äußere Kreuzung der „first decussation“, die mittlere Fibrillärmasse dem „second optic Ganglion“, die mittlere Kreuzung der „second decussation“, der äußere (radiär gestreifte) Teil der inneren Markmasse dem „third optic Ganglion“, der innere Teil der inneren Markmasse dem „fourth optic Ganglion“.

So bestechend diese Hypothese zunächst scheint, glaube ich doch, daß sich schwerwiegende Bedenken gegen sie geltend machen werden, zunächst in Beziehung auf die Ontogenese. Es macht in der Tat bei Untersuchungen besonders von Puppen den Eindruck, als ob die innere Markmasse aus zwei Teilen bestehe; etwas ähnliches ist aber auch bei der mittleren Markmasse der Fall. Hier jedoch wie dort bewirken nach meiner Ueberzeugung der aus dem hinteren medialen Rande der inneren und dem vorderen medialen Rande der äußeren Markmasse austretende Fasciculus inferior posterior, bezw. Fasciculus superior anterior und posterior lediglich durch ihren tangentialen Verlauf im Inneren der Markmassen den Anschein, als ob diese je aus zwei getrennten Linsen bestünden.

Auch aus der Phylogenie ergeben sich keine Anhaltspunkte für die oben erwähnte Hypothese. Einmal finden wir weder bei niederen Hymenopteren (Tenthrediniden) noch bei niederen Tracheaten überhaupt ein Auftreten von vier Markmassen im Lobus opiticus. Bei niederen Tracheaten (Myriapoden, Haller) und Branchiaten (Artemia, Berger, 5) existieren allerdings noch gewisse Aehnlichkeiten im Aufbau desselben, also noch lange, ehe es zur Differenzierung der typischen Markmassen gekommen ist. Deren Entwicklung muß vielmehr, wie bei den Globuli und dem Facettenauge, unabhängig voneinander in beiden Stämmen erfolgt sein, hat aber in diesem Falle zu nicht kongruenten Ergebnissen geführt, indem sich bei den Crustaceen vier, bei den Tracheaten jedoch nur höchstens drei Markmassen herausbildeten.

Außerdem machen die Fasern zwischen der dritten und vierten Markmasse bei den Crustaceen eine Kreuzung (third decussation) durch, während bei den Hymenopteren die Fasern der mittleren Kreuzung, die in den hinteren medialen Rand der inneren Markmasse eintreten, sowohl den radiär gestreiften Teil derselben wie auch den mehr homogenen Teil in geradem Verlaufe durchsetzen, wie auch JONESCU in seiner im übrigen sehr genauen Beschreibung hervorhebt.

Aus allen diesen Gründen glaube ich, daß eine Homologisierung der Teile des Lobus opticus bei den Crustaceen und Hymenopteren undurchführbar ist.

Aus der inneren Markmasse treten die Fasern in die Lobi protocerebrales ein unter teilweiser Kreuzung, so daß der Name „innere Kreuzung", von JONESCU vorgeschlagen, berechtigt erscheint (cf. Fig. 7 *Ch.i*, Taf. 2). Diese Fasern kann man in zwei große Bündel gruppieren; den Fasciculus infero-anterior (Fig. 11 *F.i.a.* Taf. 2; faisceau inféro-antérieur, VIALLANES), dessen Fasern sich beim Eintritt in die Lobi protocerebrales zum kleineren Teil in die verschiedenen Gegenden des Gehirns aufsplittern, zum größeren Teil zum Tuberculum opticum (Fig. 11 *T.opt*, Taf. 2) ziehen. (anterior optic tract, KENYON); ferner den Fasciculus infero-posterior (faisceau inféro-postérieur, VIALLANES; posterior optic tract, KENYON), dessen Fasern zum großen Teil das Protocerebrum durchdringen und sich als „Cordon commissural", VIALLANES (66) mit dem der Gegenseite verbinden, indem er so eine direkte Verbindung der beiden inneren Markmassen bewerkstelligt.

Lobus olfactorius.

An der Fasermasse des von einer Ganglienzellage bekleideten Lobus olfactorius unterscheidet man bekanntlich eine Rinden- und eine Markschicht. Die erste ist charakterisiert durch die Einlagerung der Glomerula olfactoria (Fig. 7 *Gl.olf*, Taf. 2), deren periphere Anordnung KENYON zu der Bezeichnung „antennal morula" veranlaßte. Diese Glomerula sind als Nervenendbäumchen erkannt; sie finden sich besonders zahlreich an der oberen und unteren Seite des Lobus olfactorius und bilden hier die Wurzeln für die beiden Antennalnerven, den oberen sensiblen (Nervus antennalis superior, antenno-sensory nerve, KENYON, 39) und den unteren motorischen (Nervus antennalis inferior, antenno-motor externus, KENYON). Der Ursprung des letzteren aus den unteren Teilen der Antennenmorula (nach KENYON außerhalb des Lobus olfactorius)

wurde erst von Jonescu sichergestellt. Eine von dem letzten Autor für möglich gehaltene Kreuzung von Fasern beider Nerven beim Eintritt in die Fibrillärsubstanz des Lobus olfactorius findet nach meinen Untersuchungen nicht statt.

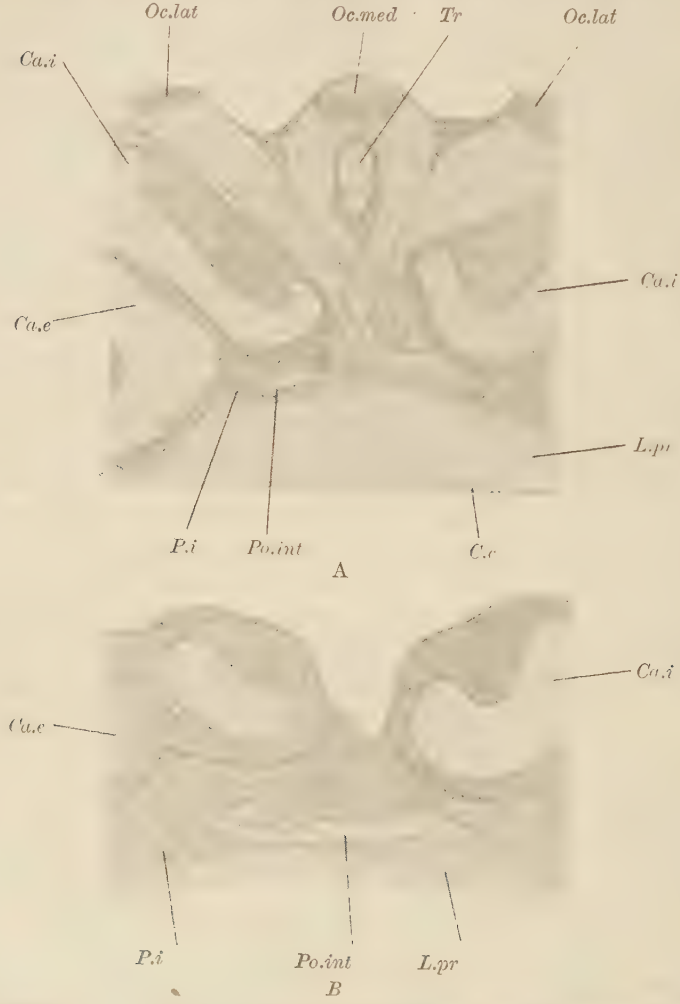
Die Verbindungen des Lobus olfactorius mit den übrigen Teilen des Cerebrums lassen sich in zwei große Faserzüge gruppieren, den Fasciculus antennalis superior und inferior. Der Fasciculus antennalis superior vermittelt durch eine Abzweigung eine Verbindung mit den Ganglienzellen der Pars intercerebralis und dadurch mit der Intercerebralbrücke und den Ocellarnerven, und durch ein weiteres Bündelchen mit dem Lobus opticus der gegenüberliegenden Seite; der Hauptzweig zieht zur inneren und mittleren Markmasse des Lobus opticus derselben Seite. (Opticus antennalis Zweig des Fasciculus antennalis superior, Jonescu; in der Hauptsache gleichbedeutend mit dem Faisceau optico-olfactif, Viallanes. Funiculus optico-antennalis, Haller. Tractus olfactorius-opticus Bellonci, 4). Der Fasciculus antennalis inferior wendet sich nach Abgabe weniger Fasern in die innere Markmasse des Lobus opticus nach oben und zieht, nach meinen Untersuchungen auch mit dem Zentralkörper in Beziehung tretend, direkt zur Marksubstanz der Globuli. Genaueres über die Topographie dieser einzelnen, im übrigen gut bekannten Bündel kann bei den genannten Autoren nachgesehen werden.

Bei den Tenthrediniden erscheint der Lobus olfactorius im Gegensatz zu dem gut entwickelten Lobus opticus noch ziemlich primitiv, sowohl durch seine Kleinheit (vgl. auch Fig. 1, Taf. 1) als auch durch die geringe Anzahl der vorhandenen Glomerula (Fig. 7, Taf. 2). Die Tiere bedienen sich also offenbar hauptsächlich ihres Sehvermögens, wogegen das Geruchs- und Tastvermögen erst in zweiter Linie in Betracht kommt.

Eigentümlich für die Tenthrediniden ist ferner die Gestalt des Zentralkörpers. Dieser (Fig. 7 *C.K*, Taf. 2) besteht zwar hier wie überall bei den Hymenopteren, aus zwei Teilen, einem oberen helleren, aus Längsfasern zusammengesetzten, und einem unteren dunkleren; aber die Trennung erscheint hier nicht so deutlich wie bei den höheren Apiden. Ferner findet nicht ein vollständiges Umgreifen des unteren Teiles durch den oberen kappenförmigen statt; infolgedessen besitzt der Zentralkörper nicht die bekannte, auf dem Frontalschnitt annähernd halbkreisförmige Gestalt, er erscheint mehr in die Breite gezogen und dorsoventral zusammengedrückt.

Die Ocellarnerven und die Intercerebralbrücke.

An dieser Stelle möchte ich auch kurz noch einiges mitteilen über den Verlauf der Ocellarnerven und über eine eigentümliche Kommissur, die Intercerebralbrücke, obgleich diese Verhältnisse



Textfig. 4 A. Schnitt schräg von hinten-oben nach vorn-unten durch das Gehirn von Bombus agrorum ♀.

Oc.med mediales Ocellum, *Oc.lat* laterale Ocellen, *Tr* Trachee, *Ca.i* innerer Becher, *Ca.e* äußerer Becher, *L.pr* Protocerebralloben, *Po.int* Pons intercerebralis, *P.i* Pars intercerebralis, *C.c* Cordon commissural (VIALLANES). Vergr. 1 : 75.

Textfig. 4 B. Schnitt durch das Gehirn von Camponotus herculeanus ☿. Bezeichnungen wie oben. Vergr. 1 : 145.

weniger bei den Tenthrediniden als bei Bombus und Vespa untersucht wurden.

Die Hymenopteren besitzen im allgemeinen 3 Ocellen (Ausnahmen existieren z. B. bei den Ameisen), 2 seitliche und ein medianes unpaares, das als aus zweien verschmolzen anzusehen ist. Von dem medialen Ocellum (Textfig. 4 A, *Oc.med*) entspringen dementsprechend 2 Nerven, deren jeder sich (nach Viallanes [66]) mit dem des benachbarten lateralen Ocellums *(Oc.lat)* vereinigen soll.

Diese Darstellung ist ungenau. Ich habe gefunden, daß die Nervenfasern des medialen Scheitelauges die unter diesem liegende Trachee (Textfig. 4 A, *Tr*) umgreifen und dabei neben die Fasern der lateralen Ocellen zu liegen kommen, ohne sich aber mit diesen zu vereinigen; vielmehr kreuzen sie sich unter der Trachee miteinander, so daß die Fasern der rechten Hälfte des mittleren Ocellums zu denen des linken lateralen ziehen und umgekehrt; diese Kreuzung scheint mir eine vollständige zu sein. Die Nerven der lateralen Ocellen, die zunächst medialwärts verlaufen, biegen am Rande der pilzhutförmigen Körper scharf lateralwärts um und beteiligen sich an der oben erwähnten Kreuzung nicht; soweit ich jedoch erkennen konnte, schicken sie wenige ihrer medialen Fasern zur Mittellinie oder darüber hinaus, indem sie so eine zweite Kreuzung bilden, unterhalb der ersten und sehr viel weniger bedeutend als diese. — Die Ocellarnervenfasern treten dann, wie Haller erkannte, mit den Zellen der Pars intercerebralis in Verbindung, deren Fortsätze weiterhin in die Protocerebralloben *(L.pr)* eindringen. Ein Teil der Fasern begibt sich dann zu den Kernen des Zentralkörpers (tubercules du corps central, Viallanes; Ocellarglomerulen, Kenyon) und steht durch diese sowie durch den Zentralkörper mit allen wichtigen Zentren des Gehirns in Verbindung. Ein anderer Teil begibt sich direkt in das Unterschlundganglion und weiter in das Bauchmark. Außerdem konnte ich noch Beziehungen beobachten zu dem „Cordon commissural", Viallanes (Textfig. 4 A, *C.c*), der die direkte Kommissur der als Fasciculus inferior posterior aus der inneren Markmasse des Lobus opticus in die Protocerebralloben eindringenden Faserzüge mit denen der Gegenseite darstellt, und weitere Beziehungen zu dem Fasciculus antennalis inferior, wodurch eine direkte Verbindung der Ocellen mit dem Lobus opticus einerseits und dem Lobus olfactorius andererseits hergestellt wird.

Aus den Fortsätzen der Zellen der Pars intercerebralis ent-

steht ferner ein charakteristisch brückenähnliches Gebilde, das, von früheren Autoren übersehen, von VIALLANES zuerst nicht nur bei den Hymenopteren, sondern auch bei mehreren Dipteren, Orthopteren, Neuropteren und Coleopteren als „pont des lobes protocérébraux" beschrieben wurde. (Fibrillar arch, KENYON). Der von VIALLANES gewählte Name hat eine gewisse Berechtigung, als in der Tat beim erwachsenen Tiere Bahnen aus den Protocerebralloben in die Brücke eindringen, möglicherweise allerdings indirekt unter Einschaltung einer Ganglienzelle, wie es nach Befunden an Puppen sogar sehr wahrscheinlich scheint.

JONESCU nennt diese Fasermasse „Ocellarnervenbrücke" und sieht in ihr eine chiasmatische Bahn der Ocellarnerven.

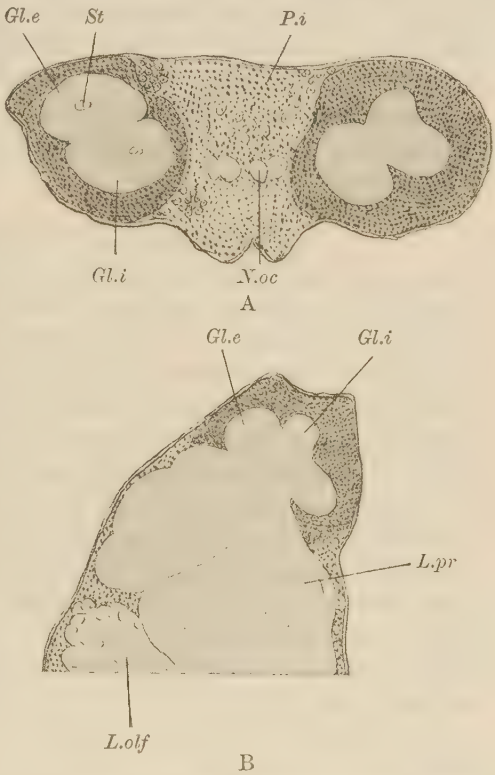
Nun gehen zwar die Ocellarnerven auf ihrem Wege vom Ocellarganglion zur Pars intercerebralis dicht hinter dieser Brücke durch, einige Fasern scheinen auch vor ihr durchzugehen oder sie zu durchsetzen, niemals aber habe ich eine direkte Beziehung zwischen beiden feststellen können. Da ich außerdem diese Kommissur sehr gut entwickelt gefunden habe bei Camponotus herculeanus ♀ (Textfig. 4 B *Po.int*), obgleich diese weder Ocellen noch die dazugehörigen Nervenfasern mehr besitzt, so glaube ich, daß eine direkte Beziehung der Brücke zu den Ocellarnerven nicht besteht, daß diese vielmehr in der Hauptsache die Verbindung einer Ganglienzellgruppe der Pars intercerebralis der einen mit der der anderen Seite bewirkt und schlage deshalb den Namen „Intercerebralbrücke" vor (Pons intercerebralis *Po.int*).

B. Cynipiden.

Untersucht: Rhodites rosae.

Wegen der Kleinheit der Tiere gelang mir die Präparation des Gehirns nicht, weshalb ich auch keine Totalabbildung desselben geben kann. Auch sonst stellen sich der Untersuchung mancherlei technische Schwierigkeiten entgegen, da das Chitin des Kopfes auch bei kurz nach dem Ausschlüpfen fixierten Imagines bereits eine erhebliche Härte besitzt und zunächst erweicht werden muß. Die Anwendung des für solche Fälle meist gebräuchlichen Eau de Javelle ist wenig zu empfehlen, da das feine Gewebe des Zentralnervensystems erheblich darunter leidet. Bessere Resultate ergab Zedernholzöl, aus dem die Köpfe nach längerem Verweilen (bis zu mehreren Tagen) direkt in Paraffin übergeführt wurden. Lückenlose Serienschnitte sind aber auch dann kaum zu erzielen.

Nach Frontalschnitten zu urteilen (Fig. 12, Taf. 2) sind an der dorsalen Fläche des Gehirns merkliche Hervorwölbungen vorhanden, und dementsprechend zeigen sich auch die Globuli stärker entwickelt als bei den Tenthrediniden. Die Ganglienzellen derselben berühren sich zwar in der Mittellinie bei weitem nicht, haben sich aber lateralwärts weiter ausgedehnt und greifen bis über die innere Markmasse des Lobus opticus herüber. Dabei liegt der innere Globulus weiter kaudalwärts als der äußere, was deutlich aus Horizontal- und Sagittalschnitten hervorgeht (Textfig. 5 A u. B), so daß die allerdings nicht deutlich ausgeprägte Spaltfurche von hinten lateral, nach vorn medial, auf tiefer gelegenen Schnitten (Textfig. 5 A, linke Hälfte) fast in der Frontalebene des Gehirns verlaufen würde und dadurch die Unterscheidung eines vorderen lateralen und hinteren medialen Globulus erlaubt. Die Fibrillärmasse des Globulus internus sieht dabei nach hinten und etwas medial (Textfigur 5 B, *Gl.i*), die des Globulus externus nach vorn und lateral. Dieses Verhalten ist für die Cynipiden charakteristisch; sie stehen damit im Gegensatz nicht nur zu den Tenthrediniden, sondern auch, wie ich vorweg bemerken möchte, zu allen anderen von mir untersuchten Hymenopteren, bei denen die Spaltfurche im umgekehrten Sinne, also von hinten medial nach vorn lateral, bei wenigen Arten nur direkt von vorn nach hinten verläuft.



Textfig. 5. Ein Horizontalschnitt (A) und ein Sagittalschnitt (B) durch das Gehirn von Rhodites rosae ♀.

Gl.e Aeußerer Globulus, *Gl.i* Innerer Globulus, *P.i* Pars intercerebralis, *N.oc* Nervi ocellares, *L.pr* Lobus protocerebralis, *L.olf.* Lobus olfactorius. Vergr. 1 : 270.

Die Markmassen der Globuli haben eine Differenzierung erfahren, indem sie nicht mehr einfach kolbenförmige Anschwellungen vorstellen, sondern in ihrer Mitte Vertiefungen aufweisen (Textfigur 5 B, Fig. 12). Diesen „Schalentypus“ werden wir auch bei den Uroceriden wiederfinden. Die Stiele ziehen nach abwärts in ganz ähnlichem Verlauf wie bei den Blattwespen (vgl. hierzu Textfig. 3), auch hier erfolgt an der tiefsten Stelle des beschriebenen Bogens die Kreuzung der Stiele und der Abgang der vorderen Wurzel (Fig. 13 *R.a*, Taf. 2) direkt frontalwärts, während die innere *(R.i)*, sich rückwärts und etwas nach oben wendend, die Medianlinie unter dem im übrigen sehr gut entwickelten Zentralkörper (Fig. 12 *CK*) erreicht.

Der Lobus opticus

scheint zwar im Verhältnis zum Protocerebrum bedeutend weniger voluminös zu sein als bei den Tenthrediniden, zeigt aber im übrigen keine wesentlichen Verschiedenheiten gegenüber den dort besprochenen Verhältnissen. Auf dem Horizontalschnitt (Fig. 13, Taf. 2) zeigt sich allerdings, daß der Querdurchmesser bei der mittleren *(M.m.m)* und inneren Markmasse *(M.m.i)* im Verhältnis zu dem Längsdurchmesser größer ist als bei den Blattwespen, so daß die mittlere Markmasse voluminöser und die innere nicht mehr annähernd oval oder elliptisch, sondern kreisrund erscheint. Außerdem verdient vielleicht noch erwähnt zu werden, daß diese beiden Markmassen so nahe aneinander gerückt sind, daß mir ein Erkennen der mittleren Kreuzung nicht mit absoluter Sicherheit möglich war, ohne daß ich jedoch deswegen an ihrer Existenz zweifeln möchte.

Der beinahe der ganzen Breite des Protocerebrums aufsitzende

Lobus olfactorius

(Fig. 12 *L.olf*, Taf. 2) ist im Gegensatz zum Lobus opticus relativ wie absolut sehr gut entwickelt und weist eine beträchtliche Zahl von Glomerulen auf.

C. Uroceriden.

Untersucht: Sirex gigas, Sirex invencus.

Das Gehirn der Uroceriden füllt bei weitem nicht die geräumige Höhlung des Kopfes aus, es ist daher relativ bedeutend weniger voluminös als das der kleineren Tenthrediniden, macht

aber doch diesen gegenüber schon äußerlich den Eindruck einer weitgehenderen Differenzierung (Fig. 2, Taf. 1). Am Protocerebrum, an dem die Medianfurche (le sillon cérébral médian) bereits ausgeprägter ist, sind dorsal zu beiden Seiten der Mittellinie zwei deutliche Anschwellungen bemerkbar, die durch die pilzhutförmigen Körper bedingt sind. Auf der vorderen ventralen Fläche fallen durch ihre relative Mächtigkeit die Lobi olfactorii auf, die mit ihrer Spitze, aus der der Antennennerv *(N.a)* austritt, etwas lateralwärts gerichtet sind. Die seitlich etwas nach abwärts ziehenden Lobi optici *(L.opt)* scheinen dagegen, verglichen mit denen der Tenthrediniden, nicht sonderlich entwickelt zu sein.

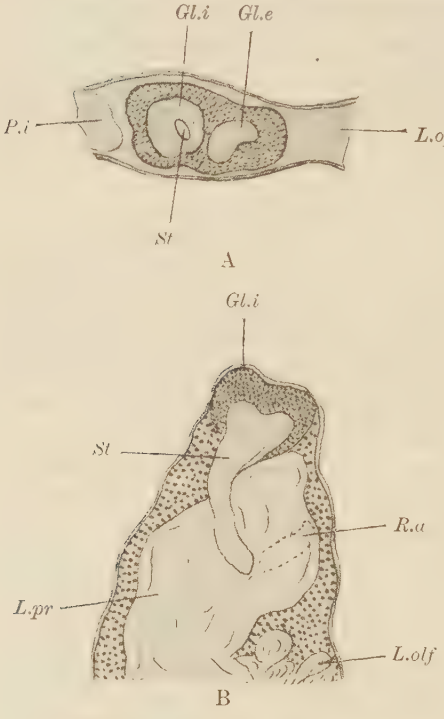
Die pilzhutförmigen Körper.

Die Globuli, dem Gehirn dorsal und wenig kaudalwärts aufsitzend, sind auch bei den Uroceriden noch nicht völlig voneinander getrennt. Doch nicht nur auf Horizontalschnitten (Textfigur 6 A), sondern auch bereits auf Frontalschnitten sehen wir eine deutliche Einziehung zwischen den beiden Fasermassen (Fig. 14 *Sp*, Taf. 2). Diese Spaltfurche ist jedoch in ihrem ganzen Verlaufe nicht deutlich zu erkennen. Wenn wir sie am Horizontalschnitt (Textfig. 6 A) konstruieren würden, würde sie auch hier schräg von hinten medial nach vorn lateral verlaufen, so daß der innere Globulus etwas vor dem äußeren liegt. Die beiderseitigen inneren Globuli berühren sich in der Medianlinie nicht, so daß die dazwischen liegenden Zellen der Pars intercerebralis (Fig. 14 *P.i*, Taf. 2) sich ausgiebig entfalten können; auch lateral dehnen sich die Globuli nicht über die Protocerebralloben auf den Lobus opticus hin aus, so daß die nach außen von ihnen liegenden, schon bei den Tenthrediniden erwähnten großen protoplasmareichen Ganglienzellen von der dorsalen Fläche der Protocerebralloben (Fig. 14 *L.pr*, Taf. 2) bis zu dem dorsalen Neurilemm des Gehirns reichen.

Die sich aus den Ganglienzellen sammelnden Fasermassen haben, wie bei den Cynipiden, nicht mehr die einfache Form kolbenförmiger Auftreibungen, sondern bilden, dorsoventral gewissermaßen breitgedrückt, Platten von im Horizontalschnitt kreisrunder Gestalt (Textfig. 6 A *Gl.i*). Diese weisen in der Mitte eine leichte Vertiefung auf (Textfig. 6 B, Fig. 14), welche der Austrittsstelle der Stiele entspricht, die im Querschnitt eine elliptische bis kreisrunde Gestalt besitzen und deren längsverlaufende Fasern

von den tangential und radial ziehenden der übrigen Markmasse deutlich abgegrenzt sind (Textfig. 6 A *St*). Wir könnten diese Form der Markmasse am besten mit einer flach gehöhlten Schale vergleichen und in diesem Sinne von einem „Schalentypus" der pilzhutförmigen Körper bei den Uroceriden und Cynipiden im Gegensatz zu dem keulenförmigen Typus der Tenthrediniden sprechen.

Nachdem sich je zwei Stiele nebeneinander gelegt haben, ziehen sie zunächst wenig kaudalwärts, um sich dann, nachdem sie auf der hinteren oberen Fläche in die Protocerebralloben eingedrungen sind (Textfig. 6 B *St*), nach vorn ventral- und medianwärts zu begeben, indem sie dabei einen Bogen beschreiben, dessen Konkavität nach vorn und innen gerichtet ist. Ungefähr an der tiefsten Stelle dieses Bogens beim Uebergang in einen mehr horizontalen Verlauf findet die beschriebene Kreuzung und Trennung in die innere und vordere Wurzel statt. Die vordere Wurzel verläuft wieder ansteigend (Textfig. 6 B *R.a*) und ganz wenig nach seitwärts von der Mittellinie abbiegend (Fig. 15 *R.a*, Taf. 2) nach vorn, um hier schwach aufgetrieben unter der Zellrinde der Frontalfläche des Gehirns zu endigen. Die innere Wurzel (Fig. 14 *R.i*, Taf. 2) hält sich nach der Kreuzung etwa auf derselben Höhe, zieht jedoch wieder etwas nach rückwärts und trifft sich mit der gegenüberliegenden unterhalb des Zentralkörpers (Fig. 14 *CK*, Taf. 2).



Textfig. 6. Ein Horizontalschnitt (A) und ein Sagittalschnitt (B) durch das Gehirn von Sirex gigas ♀. Bei Figur A ist nur die rechte Hälfte des Gehirns gezeichnet.
L.opt Lobus opticus, *St* Stiel, *R.a* vordere Wurzel. Die übrigen Bezeichnungen siehe Textfig. 5. Vergr. 1:80.

Also auch bei den Uroceriden hat noch keine vollständige Trennung der Ganglienzellen der beiden Globuli stattgefunden,

jedoch tritt bereits auf Frontalschnitten eine deutliche Einziehung zwischen beiden auf. Ferner sehen wir, daß bei den Cynipiden und Uroceriden eine Weiterbildung in der Gestalt der Fasermassen durch Uebergang des keulenförmigen Typus in den Schalentypus zu konstatieren ist, daß ferner bei den Cynipiden die Globuli sich lateralwärts so weit ausgedehnt haben, daß sie über die Protocerebralloben auf den Lobus opticus hinübergreifen, während im übrigen die Stiele und Wurzeln bei allen drei bis jetzt besprochenen Gattungen ähnlich verlaufen.

Lobus opticus.

Die subretinale Nervenbündelschicht (Figg. 14, 15 *S.Nbs*, Taf. 2) zeigt eine sehr regelmäßige Anordnung. Die einzelnen Faserbündel sind schlank und von ziemlicher Länge, insbesondere die kaudalwärts gelegenen (Fig. 15, Taf. 2), die infolge der Stellung der Retina, die mit ihrer konkaven Sehfläche schräg nach vorn und lateral schaut, eine größere Entfernung bis zur äußeren Markmasse *(M.m.e)* zu überbrücken haben als die vorderen.

An dieser äußeren Markmasse sind dieselben Schichten zu unterscheiden wie bei den Tenthrediniden, doch gewinnt hier die innere Fibrillenschicht und die dazugehörige Schicht von Zellen an Bedeutung, besonders die letztere durch die große Anzahl von Zellen und ihre sehr scharf begrenzte Verteilung, so daß man wohl mit Recht eine vierfache Schichtung annehmen kann, die an Frontalschnitten (Fig. 14, Taf. 2) besonders deutlich ist: Die äußere Ganglienzellenschicht (Fig. 14 und 15a, Taf. 2) die Spindelschicht (b), die innere Ganglienzellschicht (c) und die innere Faserschicht (d), an der sich wieder die drei bei den Tenthrediniden angeführten Schichten unterscheiden lassen.

Auf die gleichfalls nur auf Sagittal- und Horizontalschnitten gut erkennbare äußere Kreuzung *(Ch.e)*, die nichts besonders Beachtenswertes zeigt, folgt die mittlere Markmasse. Sie besitzt auf Frontalschnitten (Fig. 14 *M.m.m*, Taf. 2) die bekannte Gestalt der konkav-konvexen Linse, auf Horizontalschnitten erscheint sie jedoch fast plan-konvex und läßt in ihrer Struktur besonders die radiäre Streifung sehr deutlich hervortreten. Auch bei der inneren Markmasse *(M.m.i)*, die hier auf Frontalschnitten kreisförmig, auf Horizontalschnitten mehr elliptisch aussieht, ist diese Radiärstreifung sehr deutlich wahrzunehmen.

Bei der Vergleichung des Lobus opticus der Uroceriden mit dem der Tenthrediniden und Cynipiden ergeben sich einige be-

merkenswerte Unterschiede. Der Lobus opticus der Uroceriden ist absolut und relativ sehr viel weniger voluminös, doch scheint diese Reduktion weniger auf Kosten der Markmassen, als vielmehr der sie verbindenden Faserkreuzungen erfolgt zu sein, was besonders an der mittleren Kreuzung (Fig. 14 *Ch.m*, Taf. 2) auffällig ist (wenngleich dieser Umstand zum Teil auf die gleich zu besprechende Drehung der Markmassen zurückzuführen ist). Der ganze Lobus opticus macht den Eindruck einer größeren Konzentration, und dadurch wird vielleicht das Abrücken der äußeren Markmasse von der Retina und damit die relativ große Länge der subretinalen Nervenbündelfasern erklärlich.

Eine Bedingung für diese Konzentration der Markmassen ist zweifellos in der geringen Dicke des Gehirns zu sehen. Infolge des geringen postero-anterioren Durchmessers ist es nicht mehr möglich, daß die Markmassen mit ihrem größten Durchmesser senkrecht zur Frontalebene stehen (Fig. 15, Taf. 2), wie dies noch annähernd bei Allanthus scrophulariae (Fig. 11, Taf. 2) der Fall ist. Die äußere Markmasse (Fig. 14 *M.m.e*) ahmt in der Frontalebene die Form der Retina nach, in der Horizontalebene dagegen (Fig. 15, Taf. 2) ist sie von vorn nach hinten komprimiert, so daß die Krümmung bedeutend stärker ist als bei den Blattwespen, und der durch die Knickung gebildete medialwärts gerichtete Winkel kleiner ist als ein rechter, während er bei den Tenthrediniden (Fig. 11, Taf. 2) größer ist und sich einem flachen nähert.

Die mittlere Medullarmasse (Fig. 15 *M.m.m*, Taf. 2) hat eine Drehung durchgemacht, so daß die äußere radiär gestreifte Zone mit ihrer konvexen Oberfläche nicht mehr lateral, sondern fast frontal gerichtet ist, während die plane Fläche dementsprechend nach hinten medial sieht.

In entgegengesetztem Sinne ist die Stellung der inneren Markmasse verändert worden. Bereits bei den Tenthrediniden steht auf Horizontalschnitten (Fig. 11 *M.m.i*, Taf. 2) der größte Durchmesser dieser Markmasse nicht genau senkrecht auf der Längsachse des Gehirns, sondern verläuft etwas von vorn lateral nach hinten medial; dieser Durchmesser hat sich bei Sirex soweit gedreht, daß seine Richtung in die Frontalebene fällt (Fig. 15, Taf. 2), so daß die radiär gestreifte Zone nicht mehr lateralwärts, sondern direkt nach hinten sieht, während die andere, bei den Blattwespen mehr plane, hier konvexe Oberfläche direkt frontalwärts gerichtet ist. Infolge dieser Drehungen treten die Fasern

der mittleren Kreuzung (Fig. 15 *Ch.m*, Taf. 2) auf der hinteren Fläche in die innere Medullarmasse ein, während die Fasern der inneren Kreuzung *(Ch.i)* in der Hauptsache nicht mehr aus der medialen Fläche, sondern aus dem inneren Rande der Linse austreten; aus demselben Grunde verläßt auch der Fasciculus inferoanterior (auf Fig. 15, Taf. 2 nicht getroffen) die innere Markmasse in ihrem unteren Teile auf der medialen Hälfte der konvexen Vorderfläche, hat sich also im Vergleich zu den Verhältnissen bei den Tenthrediniden wesentlich verschoben.

Der Lobus olfactorius

der Uroceriden ist besser ausgebildet als bei den Tenthrediniden; nicht nur sein größeres Volumen, sondern auch die reichlich vorhandenen Glomerula olfactoria lassen auf ein gutes Geruchsvermögen schließen.

Der Zentralkörper (Fig. 14 *CK*, Taf. 2)

ähnelt in seinem Bau und der Form noch dem der Blattwespen; Auch hier wird der untere Teil nicht ganz von dem oberen umgriffen, doch ist die Trennung bereits etwas schärfer durchgeführt; seine Form ist die einer plan-konvexen Linse.

In beidem, sowohl in der Entwickelung des Lobus olfactorius als des Zentralkörpers scheinen wieder die Cynipiden ihrerseits den beiden anderen Formen überlegen zu sein.

D. Ichneumoniden.

Untersucht wurden:

Ichneumon obsessor,
Exetastes fornicator,
Aphidius rosarum.

Das Gehirn der Ichneumoniden (Fig. 3, Taf. 1) zeigt sich von dem der bisher besprochenen Arten bereits bei äußerer Betrachtung wesentlich verschieden. Der mediane Einschnitt auf der Dorsalfläche des Cerebrums ist kräftig ausgeprägt, und zu beiden Seiten desselben zeigen sich Vorwölbungen der Hirnsubstanz, die pilzhutförmigen Körper, die auf eine gute Entwickelung der Globuli schließen lassen. Der Lobus olfactorius *(L.olf)* zeichnet sich gleichfalls durch seine Größe aus, während der Lobus opticus *(L.opt)* relativ weniger gut ausgebildet erscheint als bei den Tenthrediniden und Uroceriden, wenigstens was seine Längenausdehnung

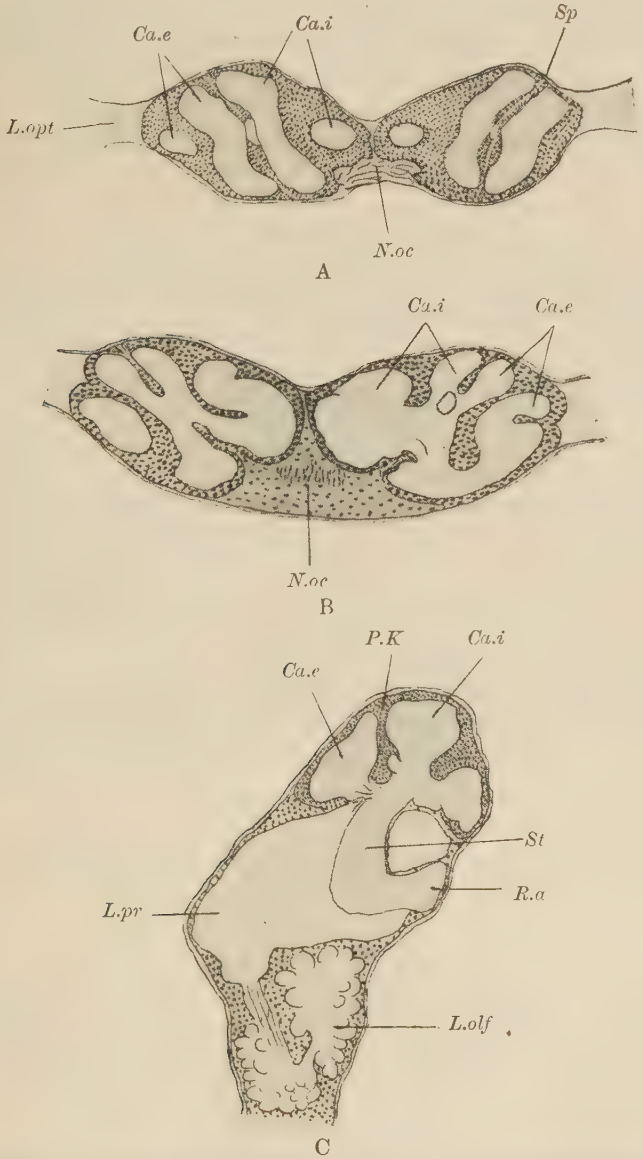
anbetrifft. Bei Durchfärbung mit Boraxkarmin und nachfolgender Aufhellung lassen sich die Markmassen in ihren Umrissen und Lageverhältnissen bereits am Totalpräparat unterscheiden. So sieht man am Lobus olfactorius (Fig. 3 *L.olf*, Taf. 1) den zentralen Markteil und am Lobus opticus auf die periphere Retina *(Ret.)* folgend die äußere Medullarmasse *(M.m.e)*, die mittlere *(M.m.m)* und innere Medullarmasse *(M.m.i)*, sowie deren Verbindung mit den Protocerebralloben *(L.pr)*. An den pilzhutförmigen Körpern erkennt man ferner, daß die Marksubstanz der Globuli die Form von becherähnlichen Gebilden angenommen hat, und daß der innere dieser Becher (Calyx internus, *Ca.i*) vor dem äußeren *(Ca.e)* liegt. Zu beiden Seiten der Mittellinie zeichnen sich die Konturen der vorderen Wurzeln *(R.a)* ab, die hier, im Querschnitt annähernd kreisrund, an der Vorderfläche des Gehirns endigen.

Die pilzhutförmigen Körper.

Flögel (26) gibt für eine Cryptusart an, daß die seitlichen Becher viel weiter nach hinten gerückt seien als das innere Paar; auch bei Ichneumon obsessor könnte man vordere innere und hintere äußere Becher unterscheiden (Textfig. 7 A und B, *Ca.i*, *Ca.e*), dementsprechend die Höhlung des inneren nach vorn medial, die des äußeren nach hinten lateral blickt. Die Wandungen derselben sind, wenigstens in ihren dorsalen Partieen, vollständig voneinander getrennt und mit ihnen die zugehörigen Zellhaufen, so daß hier zum ersten Male eine vollständige Spaltfurche (Textfig. 7 A und B, *Sp*) vorhanden ist, die in diesem Falle, entsprechend der Anordnung der Calices, von vorn lateral nach hinten medial verläuft, und zwar ist dieser Verlauf noch schräger in den ventraleren Partieen (Textfig. 7 B), so daß der Winkel, in dem sich kaudalwärts vom Gehirn die Verlängerungen der Spaltfurchen schneiden würden, allmählich von einem spitzen auf 90° und darüber wächst. — Die Ganglienzellen der beiderseitigen pilzhutförmigen Körper, bei Tenthrediniden, Cynipiden und Uroceriden noch weit voneinander getrennt, berühren sich bei den Ichneumoniden oberhalb der Ganglienzellen der Pars intercerebralis (Fig. 16 *P.i*, Taf. 2) fast in der Mittellinie.

Die Wandungen der Markmassen der Globuli, die mächtig entwickelt sind, weisen nicht überall die gleiche Stärke auf, insbesondere sind Aufwulstungen am oberen Rande vorhanden (Fig. 16, Textfig. 7 C), und zwar meist nach der der Höhlung der Becher

abgewandten Seite hin, so daß diese dadurch eine Gestalt erhalten, die man einem Kelche vergleichen könnte. Die Höhlungen



Textfig. 7. Zwei Horizontalschnitte (A und B) und ein Sagittalschnitt (C) durch das Gehirn von Ichneumon obsessor ♀.

Ca.i innerer Kelch, *Ca.e* äußerer Kelch, *P.K* pilzhutförmiger Körper, *N.oc* Ocellarnerven, *L.opt* Lobus opticus, *L.olf* Lobus olfactorius, *L.pr* Protocerebralloben, *R.a* vordere Wurzel, *St* Stiel. Vergr. 1:75.

dieser Kelche, die im Verhältnis zu den massigen Wandungen nur klein sind, werden von den bekannten kleinen Ganglienzellen angefüllt, die jedoch auch die Außenseite bis zum Beginne der Stiele bekleiden. Dabei berühren sie sich, wie bereits erwähnt, nicht in der Mittellinie mit denen der Gegenseite, so daß die Zellen der Pars intercerebralis die Dorsalfläche des Gehirns noch erreichen können. Auch lateralwärts haben sich die pilzhutförmigen Körper ausgedehnt und die Protocerebralloben (Fig. 16 *L.pr*, Taf. 2) überwachsen bis zu deren Ende und dem Beginn der inneren Medullarmasse des Lobus opticus *(M.m.i)*, so daß die protoplasmareichen Ganglienzellen, die bei den früher besprochenen Arten in einer Horizontalebene mit denen der Globuli und des Lobus opticus lagen, an dieser Stelle das Neurilemm der Dorsalfläche nicht mehr oder nur vereinzelt berühren, sondern in dem Winkel liegen, den der Stiel seitlich mit den Protocerebralloben bildet.

Die benachbarten Wände je zweier Becher sind durch ein sehr kräftiges Fasersystem verbunden (Fig. 16 *K*, Taf. 2), das zwar auch bei anderen Hymenopteren vorhanden ist, mir aber bei den Ichneumoniden besonders stark entwickelt zu sein scheint.

Da die pilzhutförmigen Körper den Protocerebralloben direkt dorsal aufsitzen, ziehen die aus den Kelchen austretenden Stiele als voluminöses Faserbündel, das auch in seinem weiteren Verlauf nicht an Umfang abnimmt, nahezu in der Vertikalebene nach unten (Textfig. 7 C *St*) und medial. Beim Uebergang in den mehr wagerechten Verlauf findet die Kreuzung statt (Fig. 16 *Kr*, Taf. 2). Die vordere Wurzel geht ungefähr senkrecht vom Stiele ab und direkt horizontal nach vorn mit kurzer Endanschwellung (Textfigur 7 C, Fig. 17 *R.a*, Taf. 3), die innere verläuft horizontal etwas rückwärts zur Mittellinie (Fig. 16 u. 17 *R.i*).

Lobus opticus.

Auch für die Ichneumoniden ist die Lage der Markmassen zueinander typisch und weicht von den besprochenen Modis ab.

Die innere Markmasse, im Frontalschnitte kreisförmig (Fig. 16 *M.m.i*, Taf. 2), im Horizontalschnitt mehr oval (Fig. 17, Taf. 3) ist weniger um ihre Vertikalachse gedreht als bei den Holzwespen; immerhin doch so viel, daß der größte Teil der Radiärstreifung kaudalwärts gerichtet ist.

Die mittlere Markmasse (Fig. 17 *M.m.m*, Taf. 3) sieht mit der Konvexität fronto-lateral, mit der Konkavität medio-kaudal.

Ihre Gestalt ist im Frontalschnitt bohnenförmig, im Horizontalschnitt jedoch nimmt ihr Durchmesser nach der medialen Seite zu beständig ab. Die Markmasse ist sehr wenig voluminös; sie hat sich, der in der Frontalebene sehr wenig ausgedehnten Retina (Fig. 17 *Ret*, Taf. 3) folgend, gedreht, so daß ihre konvexe Oberfläche frontal und lateral gerichtet ist, und auf diese Weise der ganze Lobus opticus einen schwachen Bogen nach vorn beschreibt.

Lobus olfactorius.

Daß die Schlupfwespen sich im Verkehr mit der Außenwelt ihres Geruchsvermögens in erster Linie bedienen, wird jeder ohne weiteres vermuten, der einmal das ruhelose, nie aussetzende Spiel ihrer Antennen beobachtet hat. Ich fand in der Tat den Lobus olfactorius bei den Ichneumoniden so hoch entwickelt wie bei keiner anderen von mir untersuchten Hymenopterenart, sowohl in bezug auf Größe wie Struktur. Die Glomerula olfactoria sind zwar nicht sehr groß (Fig. 16, Taf. 2), aber ganz außerordentlich zahlreich, in 2—3 Reihen hintereinander nach der Peripherie zu angeordnet.

Der verhältnismäßig sehr voluminöse

Zentralkörper

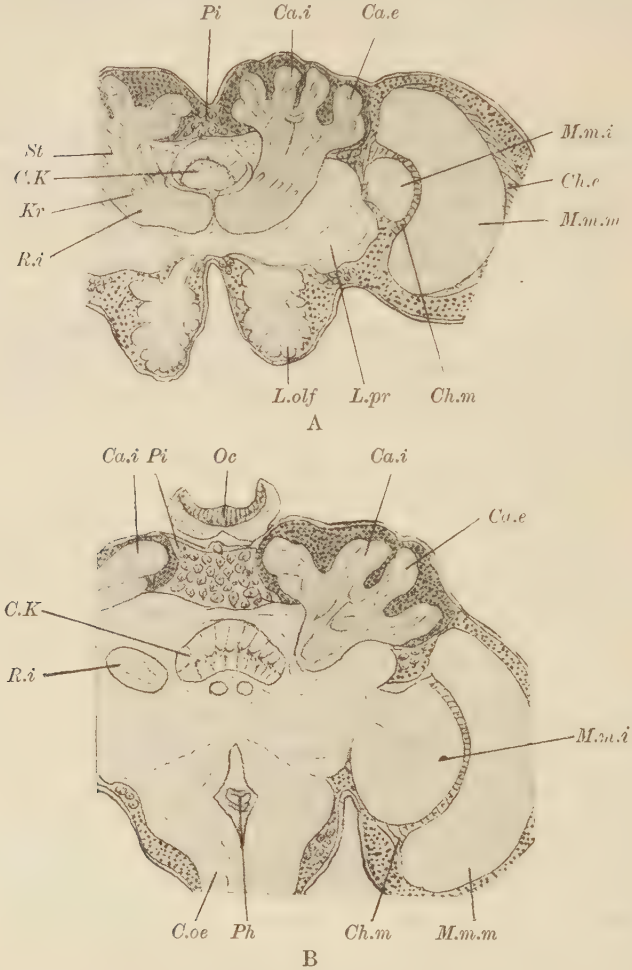
(Fig. 16 *CK*, Taf. 2) hat, wie bei den Cynipiden, auf dem Frontalschnitt eine halbkreisförmige Gestalt, und zwar greift die obere Kuppe vollständig über den unteren Teil herüber.

Diese Verhältnisse, hauptsächlich an Ichneumon obsessor studiert, werden in Uebereinstimmung mit der sehr ähnlichen Lebensweise und Entwickelung der Instinkte im Prinzip wohl bei allen Ichneumoniden dieselben sein; ich fand sie übereinstimmend bei Exetastes fornicator (Textfig. 8 A). Ob jedoch nicht kleine Verschiedenheiten der Maße vorkommen, in bezug auf die Größe der pilzhutförmigen Körper, ihre Entfernung von der Medianlinie usw., kann ich nicht entscheiden, da hierzu das Bearbeiten eines weit umfassenderen Materials erforderlich wäre.

Solche kleinen Abweichungen scheinen z. B. bei den Braconiden vorhanden zu sein. Flögel gibt darüber an, daß er bei einer der Gattung Bracon angehörigen Species die äußeren Becher fast direkt hinter den inneren liegend gesehen habe, was ich aller-

dings für die von mir untersuchte Art Aphidius rosarum nicht bestätigen kann.

Bei dieser Braconide (Textfig. 8 B) stimmen der Lobus opticus und Lobus olfactorius in ihrem Bau durchaus mit den echten Ichneumoniden überein. (Vergrößerung von Textfig. 8 A ist übrigens 1:52, von 8B 1:140). Die Becher sind gleichfalls nach dem charakteristischen



Textfig. 8. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Exetastes fornicator ♀ (A) und Aphidius rosarum ♀ (B).

P.i Pars intercerebralis, *C.K* Zentralkörper, *R.i* innere Wurzel, *Kr* Kreuzung der Stiele, *Oc* Ocellum, *C.oe* Schlundkommissur, *Ph* Pharynx, *Ch.e* äußere, *Ch.m* mittlere Kreuzung, *M.m.m* mittlere, *M.m.i* innere Markmasse des Lobus opticus. Uebrige Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. A Vergr. 1:52; B Vergr. 1:140.

Kelchtypus gebaut und bleiben in ihrer relativen Entwickelung scheinbar nicht hinter denen der echten Schlupfwespen zurück; allerdings reichen sie gleichfalls lateral über den Lobus opticus herüber, berühren sich jedoch in der Mittellinie bei weitem nicht. (Der abgebildete Schnitt ist zwar nicht genau frontal, sondern von vorn oben nach hinten unten geführt, so daß er nicht ohne weiteres mit den übrigen Abbildungen verglichen werden kann; doch erhält der oben erwähnte Befund durch die übrigen Schnitte der Serie seine Bestätigung.) Die Stiele scheinen verhältnismäßig weniger voluminös als bei den Ichneumoniden.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß das Gehirn der Ichneumoniden wesentlich höher differenziert ist als bei den früher besprochenen Arten. Die Spaltfurche der pilzhutförmigen Körper ist zum ersten Male in ihrem ganzen Verlaufe deutlich erkennbar und zieht im Gegensatz zu den Cynipiden in derselben Richtung wie bei Tenthrediniden und Uroceriden, allerdings bedeutend schräger, von hinten medial nach vorn lateral. Die Ränder der schalenförmigen Markmassen der Globuli sind ausgewachsen und bilden durch den Höhlungen der Calices abgewandte Auftreibungen eine kelchähnliche Form, indem sie sich dabei gleichzeitig nach der Medianlinie zu als auch seitlich über den Lobus opticus hinaus wesentlich ausgedehnt haben. Auch der Lobus olfactorius zeichnet sich durch qualitative und quantitative Entwickelung aus. — Die Drehungen der Markmassen, die man bei den Cynipiden nicht erkennen kann, die jedoch bei den Uroceriden klar hervortreten, finden sich auch bei den Ichneumoniden; außerdem ist hier die mittlere Markmasse in der Frontalebene entsprechend der Lage der Retina noch vor die innere verschoben.

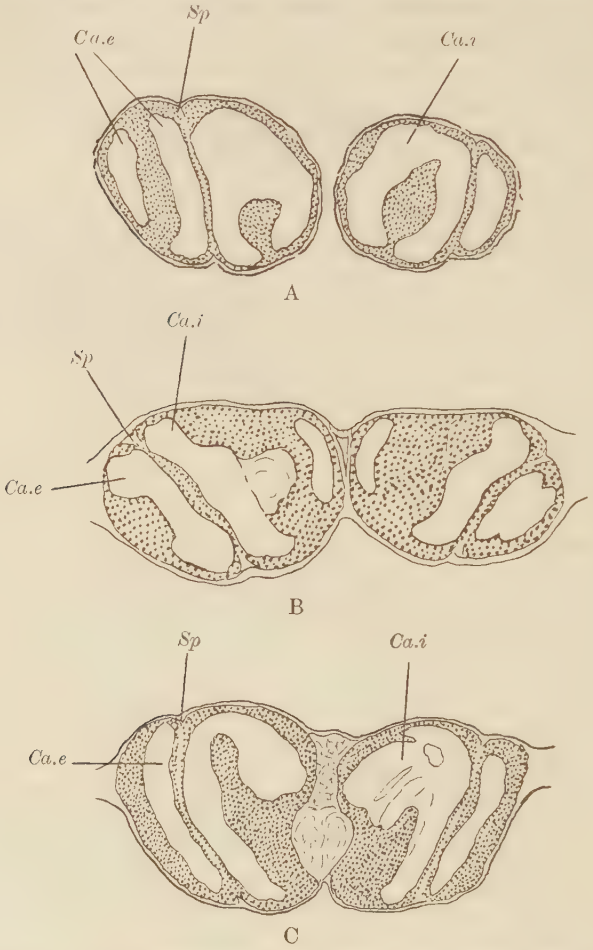
Das Gehirn der Ichneumoniden kann daher im wesentlichen als eine Weiterentwickelung des Typus betrachtet werden, wie ihn die Holzwespen zeigen, und besitzt zu diesen mehr Beziehungen, die auf eine nahe Verwandtschaft schließen lassen, als zu den Cynipiden, obgleich diese ihrerseits höher entwickelt erscheinen als die Uroceriden.

E. Fossorien und Apiden.

Die Gehirne der Fossorien, solitären und sozialen Apiden sind unter sich sehr ähnlich und nach einem Typus gebaut, der — im wesentlichen — mit dem für Apis mellifica bekannten über-

einstimmt. Ich werde also zunächst das für die genannten drei Gruppen Gemeinsame besprechen, um später auf die Verschiedenheiten und eventuellen sexuellen Differenzen einzugehen.

Bei Betrachtung in toto herauspräparierter Gehirne (Fig. 4, 5, Taf. 1) fällt den bisher besprochenen Gruppen gegenüber die



Textfig. 9. Drei Horizontalschnitte durch das Gehirn von Crabro cribrarius ♀ (A), Xylocopa violacea ♀ (B) und Anthophora vulpina ♀ (C).
Ca.e äußerer Becher, *Ca.i* innerer Becher, *Sp* Spaltfurche. Vergr. A 1:60; B und C 1:40.

kräftige Entwickelung der pilzhutförmigen Körper rechts und links der Medianlinie *(P.K)* auf, die an Boraxkarminpräparaten deutlich jederseits zwei eigentümlich geformte Markmassen er-

kennen lassen *(Ca)*, während sich die Enden der vorderen Wurzeln *(R.a)* auf der vorderen Fläche des Gehirns dicht unter der dorsalen Grenzlinie der Protocerebralloben *(L.pr)* als zwei annähernd kreisrunde leichte Vorwölbungen bemerkbar machen.

Auch der Lobus opticus *(L.opt)* ist gut ausgebildet, insbesondere bei höheren Formen (Fig. 5, Taf. 1, Anthophora vulpina), wogegen die Lobi olfactorii *(L.olf)* durchweg kleiner sind als bei den Ichneumoniden, zum mindesten ebenso groß wie bei den Uroceriden, absolut und relativ größer gegenüber den Cynipiden und Tenthrediniden.

Die jederseits paarigen Globuli sind voneinander stets scharf getrennt durch die Spaltfurche (Textfig. 9 *Sp*), die niemals von hinten lateral nach vorn medial verläuft (Cynipiden), sondern in den meisten Fällen wie bei den übrigen Hymenopteren von hinten medial nach vorn lateral, zum Teil ziemlich schräg (Xylocopa violacea, Textfig. 9 B), zum Teil weniger schräg (Crabro cribrarius, Anthophora vulpina, Textfig. 9 A und C), in seltenen, später zu besprechenden Fällen fast direkt gerade von hinten nach vorn, so daß dadurch eine Unterscheidung in zwei mediale (eventuell vordere) und zwei laterale (eventuell hintere) Globuli ermöglicht wird.

Die Ganglienzellen eines jeden Globulus haben eine weitere Differenzierung erfahren; man kann an Frontalschnitten (Fig. 19 und folgende) zwei laterale Gruppen erkennen, die sich von der medialen durch schwächere Färbbarkeit unterscheiden, in Wirklichkeit aber nur eine einzige, die mittlere ringförmig umschließende Gruppe darstellen (Haller). Die mittleren Gruppen halte ich für identisch mit den von Bauer (3) bei der inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten beschriebenen „Bildungsherden" der Ganglienzellen der pilzhutförmigen Körper, von denen aus in der postembryonalen Entwickelung also die übrigen Zellen der Globuli ihren Ursprung nehmen. Die Fortsätze der mittleren Zellgruppe sollen nach Jonescu die medialen, die der lateralen Gruppe die peripheren Teile der Stiele bilden, die Fibrillärsubstanz der Wandungen dagegen soll aus den Fortsätzen der sie bekleidenden, beim erwachsenen Tier auf der Außenseite liegenden Zellen hervorgehen.

Die Fibrillärsubstanz der Globuli besitzt die für die Apiden charakteristische Form eines Bechers (Calyx, Newton), dessen Wandungen Aufwulstungen und Verdickungen, besonders am oberen Rande, aufweisen können, wodurch eine Oberflächenvergrößerung

erzielt wird. Entsprechend der Anordnung der zugehörigen Ganglienzellen und dem Verlauf der Spaltfurche unterscheidet man zwei äußere (hintere) (Fig. 19 ff. *Ca.e*, Taf. 3) und zwei innere (vordere) Becher *(Ca.i)*.

Vom Grunde jedes Bechers aus ziehen die Stiele zusammen nach abwärts *(St)*, bis etwa in der Höhe des Zentralkörpers die Kreuzung erfolgt (Fig. 19 *Kr*, Taf. 3) und von hier aus die vordere Wurzel (Fig. 18 *R.a*, Taf. 3) frontalwärts mit leichter Auftreibung, die innere (Fig. 19 ff. *R.i*, Taf. 3) medianwärts zieht bis zum Zusammentreffen mit der der Gegenseite unter dem Zentralkörper *(CK)*.

Der Lobus opticus

ist in der typischen Weise ausgebildet. Die mittlere (Fig. 18 *M.m.m*, Taf. 3) und innere Markmasse *(M.m.i)* zeigen auch bei den Apiden Drehungen, wie wir sie bei den Uroceriden und Ichneumoniden kennen gelernt haben, in verschieden starkem Maße, doch stets in dem Sinne, daß die mittlere Markmasse mit der Konkavität mehr nach vorn, die innere mehr nach hinten sieht.

Die Struktur des

Lobus olfactorius

ist dieselbe wie bei den Tenthrediniden; Unterschiede unter den einzelnen Gattungen fand ich nur in bezug auf Größe und Anzahl der Glomerula olfactoria.

Nun war bei der Vergleichung von im Prinzip so gleichartig gebauten Gehirnen von vornherein zu erwarten, daß Unterschiede sich in der Hauptsache in den Größenverhältnissen der einzelnen Teile des Gehirns zueinander zeigen würden, die aber schon beim Durchsehen der ganzen Schnittserien nicht immer leicht abzuschätzen, noch schwieriger aber an der Hand von Figuren zu erläutern sind, da das Vergleichen einzelner herausgegriffener Schnitte, die bei dem zum Teil spärlichen Material naturgemäß nicht immer genau gleich orientiert sind, leicht zu falschen Schlüssen führen kann. Ich habe deshalb, um möglichst objektiv vergleichbare Resultate zu erlangen, verschiedene Messungen am Gehirn ausgeführt. — Derartige Messungen nahm schon Dujardin (20) in geringem Umfange vor, indem er das Gehirn — mit Ausschluß eines Teiles der Lobi optici — als Rotationsellipsoid ansah, aus den drei Hauptachsen desselben das Volumen berechnete und mit

dem durch Wasserverdrängung gefundenen Volumen des gesamten Insektenkörpers verglich. Nach meiner Meinung kommt es jedoch mehr darauf an, das Größenverhältnis der einzelnen Partieen des Cerebrums unter sich, und hier in erster Linie das der pilzhutförmigen Körper, als der Hauptreflexzentren, zu den übrigen zu bestimmen. Von Volumbestimmungen habe ich — schon aus technischen Gründen — abgesehen, da ich glaube, auch mit linearen Maßen brauchbare Werte erlangen zu können.

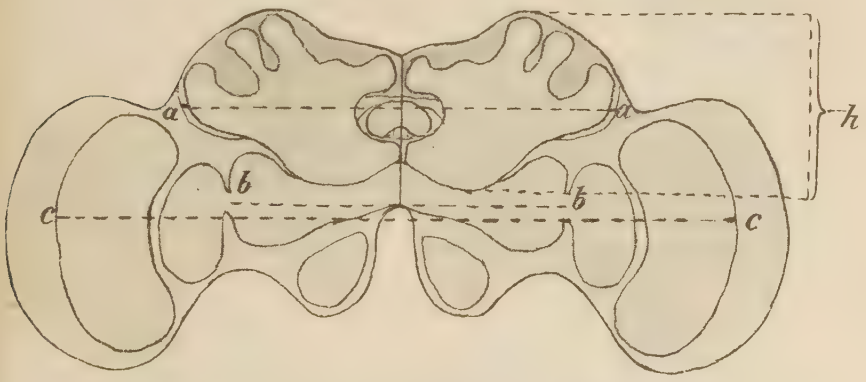
Als solche wurden verwandt (vergl. das Schema Textfig. 10):

1) die größte Breite der pilzhutförmigen Körper = a, auf dem Schema angedeutet durch die punktierte Linie a—a. Wenn die pilzhutförmigen Körper sich in der Mittellinie nicht berührten, wurde diese Größe bestimmt durch $2 \times \frac{a}{2}$;

2) die größte Breite der Protocerebralloben = b (Schema b—b);

3) der größte Abstand der mittleren Markmassen des Lobus opticus = c (Schema c—c);

4) die größte Höhe der pilzhutförmigen Körper = h (Schema h).



Textfig. 10. Schema für die verschiedenen Maße.
a—a = a größte Breite der pilzhutförmigen Körper, b—b = b größte Breite der Protocerebralloben, c—c = c größter Abstand der mittleren Markmassen des Lobus opticus, h größte Höhe der pilzhutförmigen Körper.

Die Maße a und h (größte Breite und Höhe der pilzhutförmigen Körper) gaben ein zu Vergleichen brauchbares Bild von der Konfiguration der pilzhutförmigen Körper.

Schwieriger war es, lineare Maße zu ermitteln, die einen annähernden Begriff von der Größe des übrigen Gehirns zu geben imstande sind und einen Vergleich mit der Ausdehnung der pilz-

hutförmigen Körper ermöglichen können. Die größte Breite der Lobi protocerebrales (b) würde allein nicht ausreichen, da bei manchen Männchen die Markmassen der Lobi optici relativ mächtig werden und das Verhältnis von Größe der pilzhutförmigen Körper zu der des übrigen Cerebrums nicht unwesentlich beeinflussen, weshalb ich noch den größten Abstand der mittleren Markmassen des Lobus opticus (c) zum Vergleich herangezogen habe. — Das Höhenmaß ist nur bei ungefähr gleich orientierten Schnitten verwendbar, die Maße 1—3 sind jedoch unabhängig davon, meist mit ziemlicher Genauigkeit zu bestimmen, doch empfiehlt sich auch bei ihnen wiederholtes Messen und Verwenden des arithmetischen Mittels.

Aus diesen vier absoluten Maßen ergeben sich dann die vier Verhältniszahlen („Indices"):

1) a/b = Breite der pilzhutförmigen Körper : Breite der Protocerebralloben.

2) a/c = Breite der pilzhutförmigen Körper : Abstand der mittleren Markmassen.

3) h/b = Höhe der pilzhutförmigen Körper : Breite der Protocerebralloben.

4) h/c = Höhe der pilzhutförmigen Körper : Abstand der mittleren Markmassen.

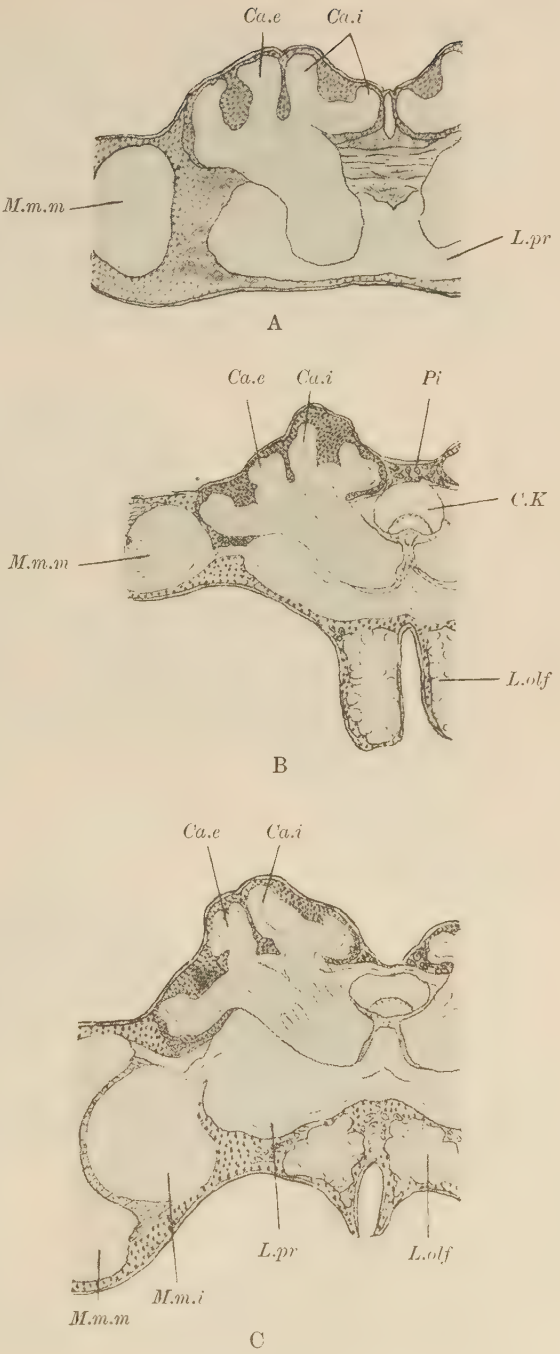
Diese Indices werden also immer größer werden, je mehr die pilzhutförmigen Körper die Protocerebralloben und die Markmassen des Lobus opticus überwachsen und je mehr sie an Höhe im Verhältnis zu den beiden übrigen Maßen zunehmen.

α) Fossorien und Archiapiden.

Von Fossorien habe ich nur Crabro cribrarius (Textfig. 11 A) und Cerceris labiata untersucht. Der abgebildete Schnitt ist etwas von hinten oben nach vorn unten geführt, so daß eine direkte Vergleichung mit Textfig. B und C erschwert wird. Dennoch genügt er, um zu zeigen, daß das Gehirn nach dem Apistypus gebaut ist. Die vier Becher *(Ca)* sind gut entwickelt und greifen lateral über den Lobus opticus herüber, ohne jedoch die mediale Markmasse *(M.m.m)* zu erreichen, wie dies bei Prosopis (B) der Fall ist; dagegen berühren sich die beiden inneren Globuli in der Medianlinie, nicht ganz jedoch bei Prosopis und Sphecodes.

Die beiden letztgenannten Arten scheinen in bezug auf die Entwicklung des Zentralnervensystems ungefähr auf gleicher Höhe zu stehen, wie auch aus der beigegebenen Tabelle I ersichtlich ist. Das Gehirn von Sphecodes ist zwar, absolut genommen, in den meisten Teilen größer (mit Ausnahme von c); aber die pilzhutförmigen Körper von Prosopis sind relativ so gut entwickelt, daß bei dieser Art zwei Indices (a/b, h/b), bei Sphecodes die beiden anderen überwiegen.

Männchen standen mir von den genannten Arten nicht zur Verfügung.



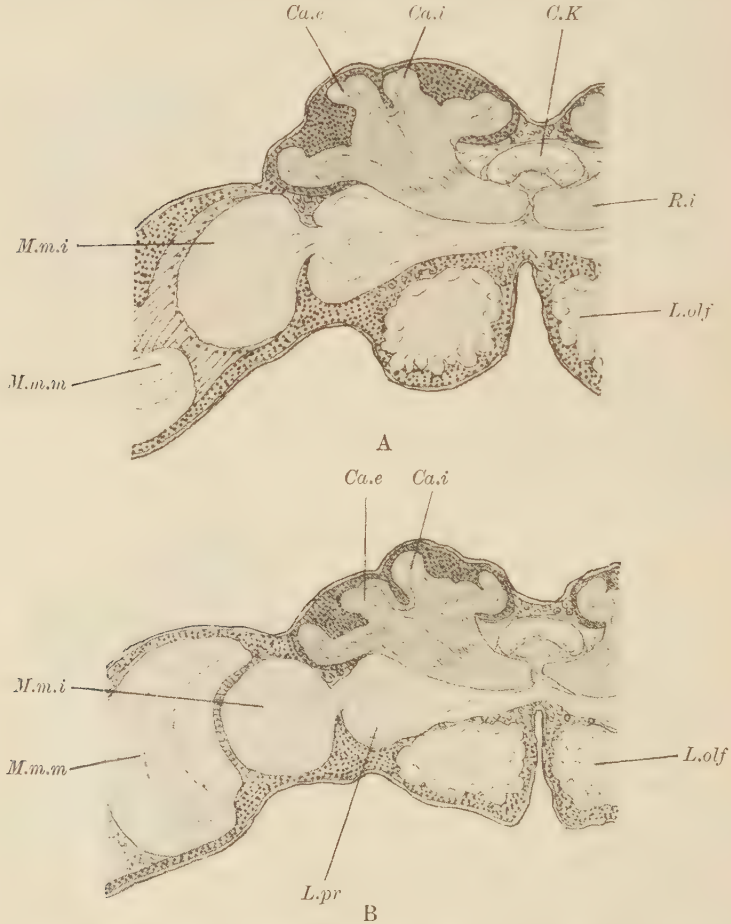
Textfig. 11. Drei Frontalschnitte durch das Gehirn von Crabro cribrarius (A), Prosopis variegata ♀ (B) und Sphecodes gibbus ♀ (C).

Ca.e äußerer Becher, *Ca.i* innerer Becher, *M.m.i* innere Markmasse, *M.m.m* mittlere Markmasse, *L.pr* Lobi protocerebrales, *L.olf* Lobus olfactorius, *C.K* Zentralkörper, *P.i* Pars intercerebralis. Vergr. A und C 1 : 60; B 1 : 75.

Tabelle I.

	a µ	b µ	c µ	h µ	a/b	a/c	h/b	h/c
Crabro cribrarius ♀	911,4	824,6	1649,2	390,6	1,10	0,552	0,473	0,256
Prosopis variegata ♀	694,4	607,6	2215,2	303,8	1,14	0,313	0,500	0,137
Sphecodes gibbus ♀	889,7	868,0	1822,8	379,75	1,02	0,488	0,437	0,208

a = Größte Breite der pilzhutförmigen Körper (Schema Textfig. 10, Linie a—a).
b = Größte Breite der Lobi protocerebrales (Schema b—b).
c = Größter Abstand der mittl. Markmassen des Lobus opticus (Schema c—c).
h = Größte Breite der pilzhutförmigen Körper (Schema h).
Diese vier Maße sind in µ angegeben. Aus ihnen resultieren die unter a/b, a/c, h/b, h/c angegebenen Verhältniszahlen oder „Indices".



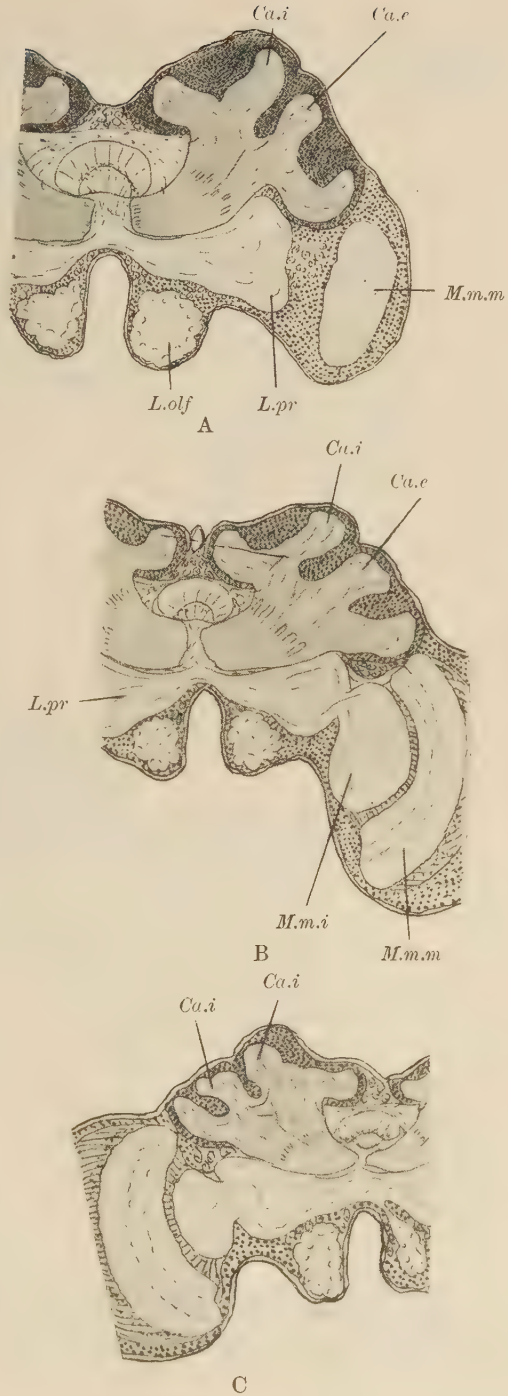
Textfig. 12. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Colletes cunnicularius ♀ (A) und ♂ (B).

Ca.e äußerer Becher, *Ca.i* innerer Becher, *M.m.m* mittlere Markmasse, *M.m.i* innere Markmasse, *C.K* Zentralkörper, *L.olf* Lobus olfactorius, *L.pr* Lobus protocerebralis. Vergr. 1 : 52.

β) Gastrilegiden und Podilegiden.

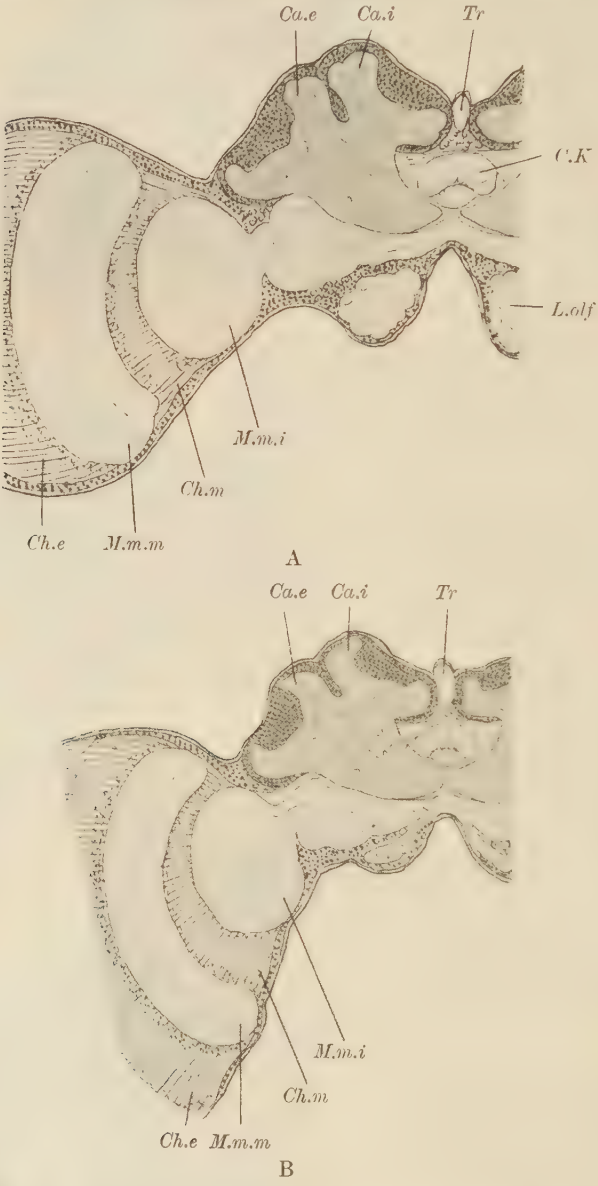
Bei der weiteren Besprechung möchte ich zunächst auf die Gruppe von Arten näher eingehen, die FRIESE (30) in seiner Verwandtschaftstabelle von Prosopis ableitet, also Ceratina, Colletes, Xylocopa und die ganze Reihe der Bauchsammler. Zu der beifolgenden Tabelle II ist noch zu bemerken, daß die unter D a/b, D a/c usw. angeführten Zahlen die Differenz bedeuten, die für die betreffenden Indices zwischen Weibchen und Männchen besteht, und zwar bedeutet das positive Vorzeichen, daß sich das Weibchen im Vorteil, das negative, daß es sich im Nachteil gegenüber dem Männchen befindet.

Schon beim Vergleichen der Figuren fallen ohne weiteres Ver-



Textfig. 13. Drei Frontalschnitte durch das Gehirn von Ceratina cucurbitina ♀ (A), Eriades crenulatus ♀ (B) und ♂ (C). Bezeichnungen wie bei Textfig. 12. C = leicht schematisiert. A = 1:80. B und C = 1:60.

schiedenheiten auf. Die pilzhutförmigen Körper sind noch niedrig bei Colletes (Fig. 19, Taf. 3; Textfig. 12) und die Stiele *(St)* wenig



Textfig. 14. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Xylocopa violacea ♀ (A) und ♂ (B).

Tr Trachee, *Ch.e* äußere Kreuzung, *Ch.m* mittlere Kreuzung. Die übrigen Bezeichnungen siehe Textfig. 12. 1 : 32.

voluminös, demgegenüber sich bei Ceratina cucurbitina (Textfig. 13 A) und Eriades crenulatus (Textfig. 13 B) bereits ein Fortschritt in der Richtung hin bemerkbar macht. Xylocopa violacea (Fig. 20, Taf. 3) fällt besonders auf durch die mächtige Entwickelung der Lobi optici, so daß die im übrigen gut entwickelten Becher sich nur bis über den medialen Teil der inneren Markmasse *(M.m.i)* erstrecken können.

Bei den folgenden Arten: Osmia cornuta (Fig. 21, Taf. 3), Chalicodoma muraria (Fig. 22, Taf. 3) und Megachile lagopoda (Fig. 23, Taf. 3) macht sich immer mehr die Tendenz der pilzhutförmigen Körper bemerkbar, nach oben und lateralwärts weiter zu wachsen, bis bei der höchst entwickelten Art dieser Reihe, Anthidium septemdentatum (Fig. 24, Taf. 3), der laterale Rand der Globuli die mittlere Markmasse *(M.m.m)* erreicht. Auch der Lobus opticus nimmt an Ausdehnung zu, wenn auch — mit Ausnahme von Xylocopa — nicht in demselben Verhältnis wie die pilzhutförmigen Körper, wie aus den Zahlen der Tabelle II erhellt. Aus diesen ergibt sich dann noch weiter, daß auch die Indices für zwei Arten derselben Gattung, Colletes cunnicularius ♀ und C. davicranus ♀, verschieden sein können, und daß sich auch sonst bei den niederen Formen keine vollständig einwandfreie Reihe würde aufstellen lassen, wogegen von Osmia cornuta ♀ ab alle vier Indices für die Weibchen in nahezu gleichmäßiger Reihe aufeinanderfolgend zunehmen.

Außer diesen Verschiedenheiten der Gattungen und Arten unter sich finden sich aber auch bereits sexuelle Dimorphismen, und zwar bei allen Arten, von denen Männchen zur Verfügung standen. Sie sind zwar bei niederen Arten nicht ohne weiteres zu erkennen, abgesehen von absoluten Größenunterschieden (Textfig. 13 B und C), aus den Messungen geht jedoch hervor, daß bei Colletes cunnicularius (Textfig. 12) die Weibchen in bezug auf relative Breite der pilzhutförmigen Körper die Männchen übertreffen, bei denen dagegen die Höhe eine größere ist, wogegen bei Colletes davicranus (Tabelle II) das Männchen, dessen Gehirn übrigens absolut größer ist als das des Weibchens, dieses zwar an Breite der pilzhutförmigen Körper übertrifft, an Höhe jedoch dahinter zurücksteht. Anders liegen wieder die Verhältnisse bei Xylocopa violacea (Textfig. 14 A, B), bei welcher der Lobus opticus des Weibchens mächtiger entwickelt ist als der des Männchens, weswegen die pilzhutförmigen Körper des Weibchens verglichen mit der Gesamtgröße des Gehirns (a/c, h/c) kleiner sind als die

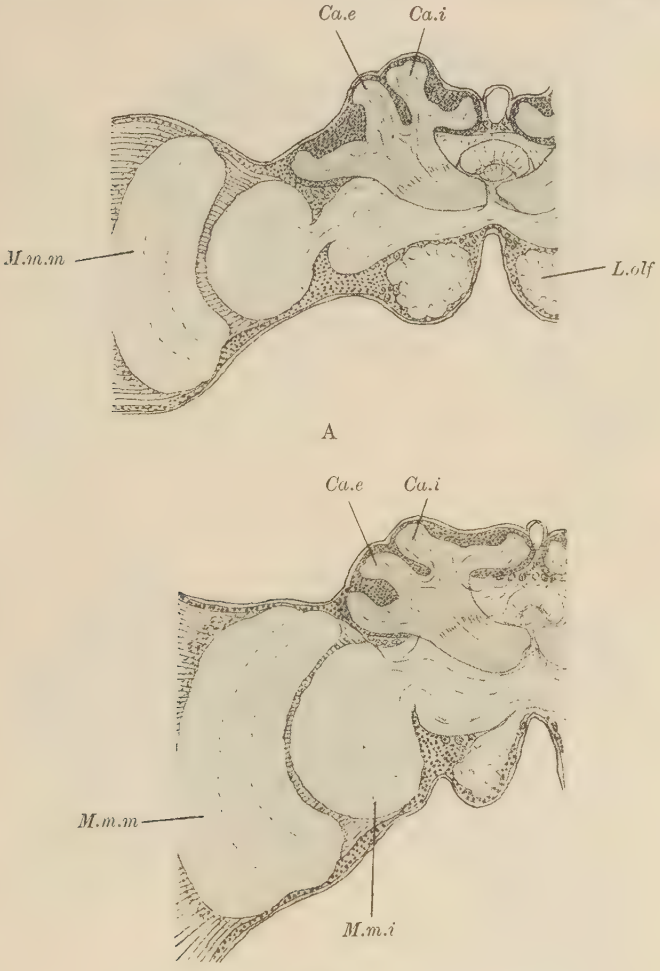
Tabelle II.

	a µ	b µ	c µ	h µ	a/b	a/c	h/b	h/c	D a/b	D a/c	D h/b	D h/c
Ceratina cucurbitina ♀	781,2	726,95	1215,2	347,2	1,07	0,642	0,477	0,285	.	.	.	.
Colletes cunnicularius ♀	1475,6	1302,0	2690,8	477,4	1,13	0,511	0,366	0,177				
„ „ ♂	1215,2	1085,0	2387,0	412,3	1,12	0,509	0,380	0,172	+ 0,01	+ 0,002	— 0,014	+ 0,005
„ davicranus ♀	1128,4	954,8	1996,4	390,6	1,20	0,576	0,409	0,195				
„ „ ♂	1171,8	954,8	2039,8	336,35	1,22	0,574	0,347	0,164	— 0,02	+ 0,002	+ 0,062	+ 0,031
Xylocopa violacea ♀	1900,0	1625,0	3850,0	750,0	1,16	0,493	0,461	0,194				
„ „ ♂	1605,8	1432,2	3081,4	607,6	1,12	0,521	0,424	0,197	+ 0,04	— 0,028	+ 0,037	— 0,003
Eriades crenulatus ♀	998,2	770,35	1345,4	347,2	1,27	0,741	0,444	0,258				
„ „ ♂	868,0	694,4	.	314,65	1,25	.	0,453	.	+ 0,02	.	— 0,009	.
Osmia cornuta ♀	1453,9	1204,35	2734,2	564,2	1,20	0,531	0,468	0,206				
„ „ ♂	1258,6	1041,6	2560,6	488,25	1,20	0,491	0,468	0,190	0,00	+ 0,040	0,000	+ 0,016
Chalicodoma muraria ♀	1627,5	1367,1	2821,0	651,0	1,20	0,584	0,476	0,230				
„ „ ♂	1150,1	1041,6	.	455,7	1,10	.	0,437	.	+ 0,10	.	+ 0,039	.
Megachile lagopoda ♀	1432,2	1182,6	2387,0	629,3	1,21	0,600	0,532	0,263				
„ „ ♂	1302,0	1128,4	2734,2	575,05	1,15	0,476	0,509	0,210	+ 0,06	+ 0,124	+ 0,023	+ 0,053
Anthidium 7-dentatum ♀	1497,3	1204,35	2473,8	651,0	1,24	0,605	0,540	0,263				
„ „ ♂	1215,2	1085,0	2191,7	542,5	1,12	0,554	0,500	0,247	+ 0,12	+ 0,051	+ 0,040	+ 0,016

Die letzten vier, mit D a/b, D a/c, D h/b, D h/c bezeichneten Rubriken geben die Differenzen an, die zwischen den Indices von ♀ und ♂ bestehen, und zwar bedeutet das positive Vorzeichen, daß das ♀ im Vorteil, das negative, daß es dem ♂ gegenüber im Nachteil ist. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Tabelle I.

des Männchens, dagegen größer im Verhältnis zu den Protocerebralloben (a/b, h/b).

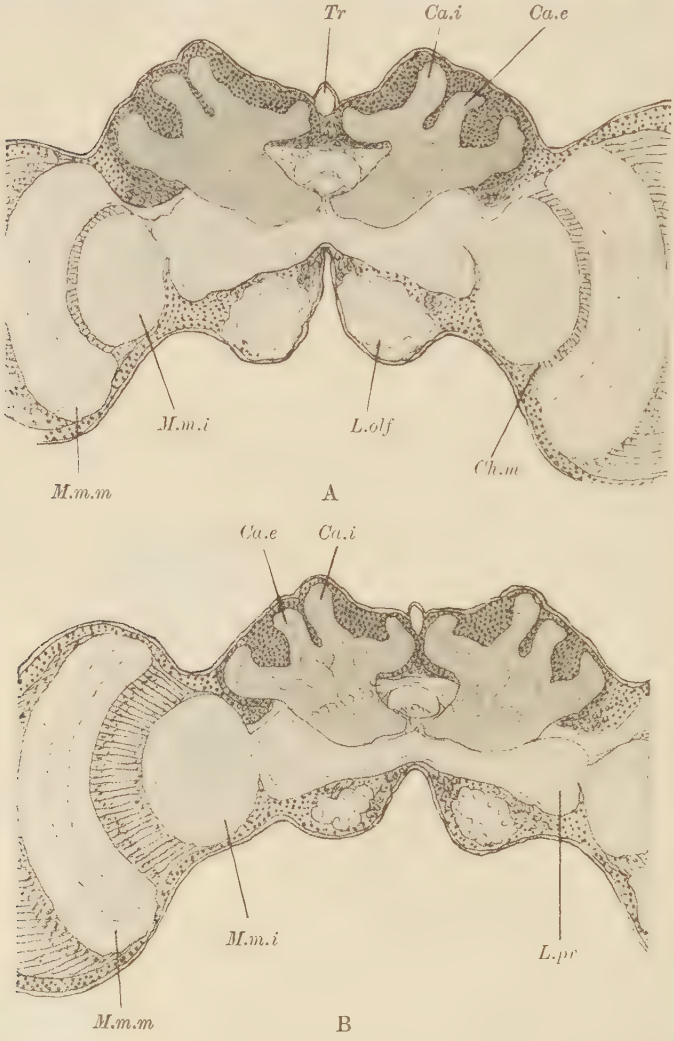
Für Eriades crenulatus (Textfig. 13 B, C) konnte ich den Vergleich nicht ganz durchführen, da die Lobi optici des Männchens



Textfig. 15. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Osmia cornuta ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1 : 40.

beim Präparieren verstümmelt wurden, doch scheint hier das Männchen das Weibchen nur noch in dem Verhältnis h/b zu übertreffen.

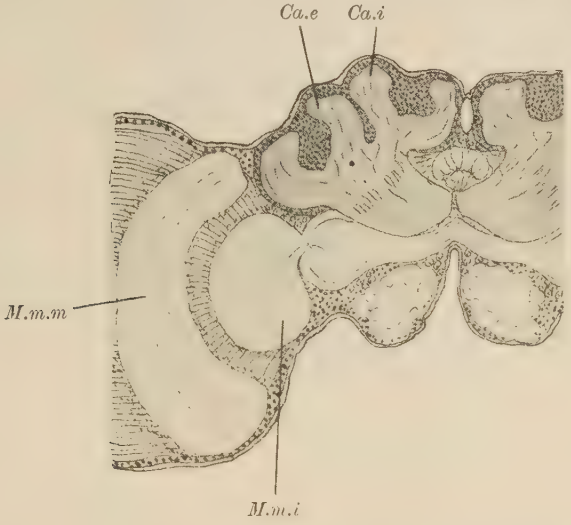
Von Osmia cornuta an (Textfig. 15 A u. B) ist nunmehr das Weibchen dem Männchen, bei dem im Gegensatz zu Xylocopa der Lobus opticus bei weitem größer ist als der des Weibchens, in allen vier Indices überlegen oder doch zum mindesten gleich.



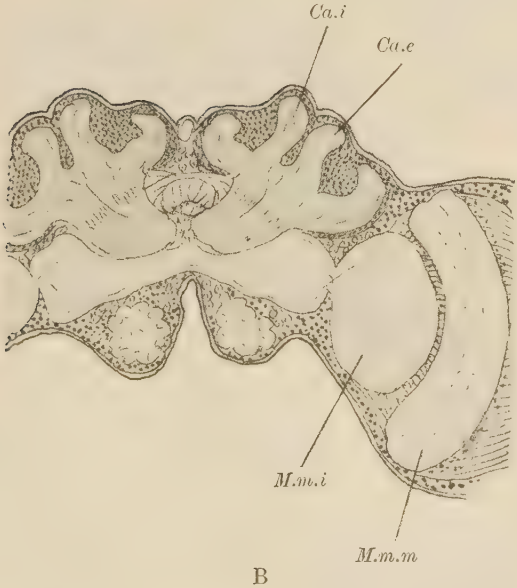
Textfig. 16. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Megachile lagopoda ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1 : 40.

Diese beim Männchen bedeutendere Entfaltung des Lobus opticus und damit gleichzeitig geringere Breite und Höhe der

pilzhutförmigen Körper, die wahrscheinlich auch bei Chalicodoma muraria vorhanden, aber aus demselben Grunde wie bei Eriades nicht sicher nachweisbar war, ist noch deutlicher bei Megachile



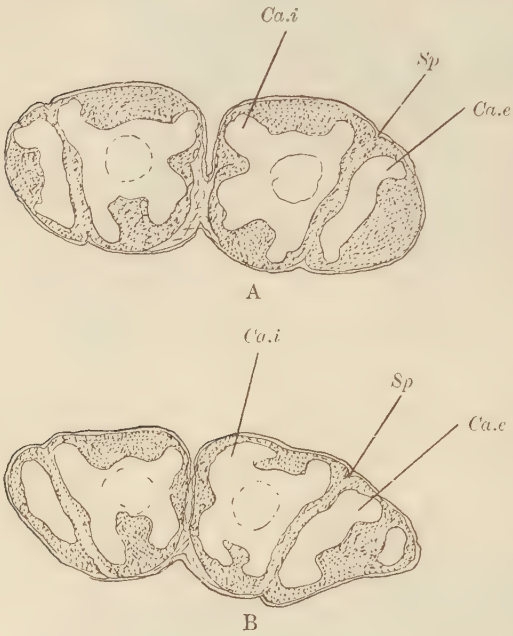
A



B

Textfig. 17. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Anthidium septemdentatum ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1 : 40.

lagopoda (Textfig. 16 A, B), wo das Weibchen dem Männchen insbesondere in bezug auf die Breite der pilzhutförmigen Körper überlegen ist, und bei Anthidium septemdentatum (Textfig. 17 A, B), welche die höchst entwickelte Form dieser Reihe darstellt. Bei dieser Gattung konnte auch festgestellt werden, daß der sexuelle Dimorphismus sich nicht nur in der Größe der Globuli und Becher, sondern auch in ihrer Anordnung bemerkbar macht, indem hier beim Männchen die Spaltfurche bedeutend schräger verläuft als beim Weibchen. (Anthidium oblongatum, Textfig. 18.)



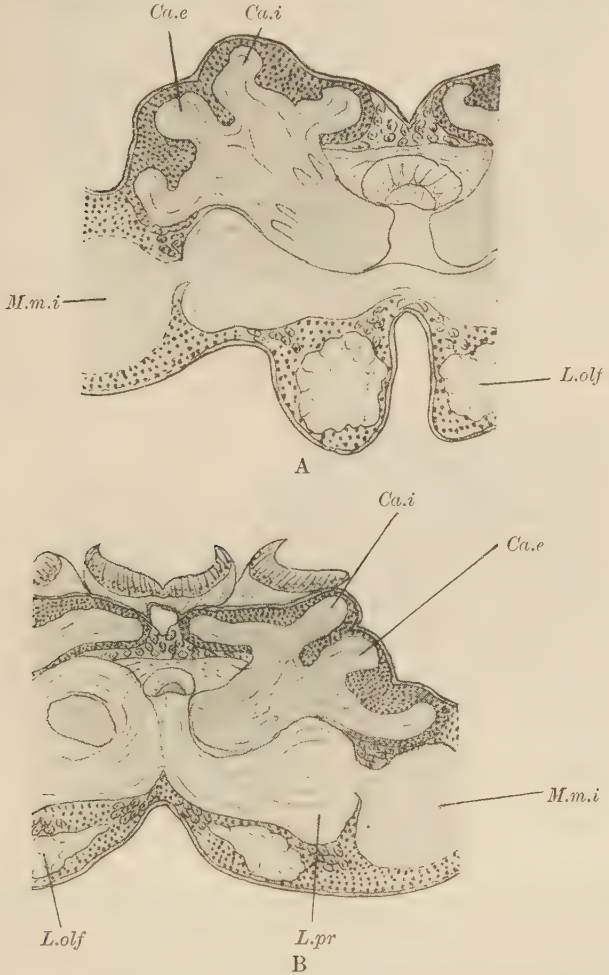
Textfig. 18. Zwei Horizontalschnitte durch das Gehirn von Anthidium oblongatum ♀ (A) und ♂ (B).
Sp Spaltfurche. 1 : 45.

Von Vertretern der zweiten Reihe, die Friese von Sphecodes ableitet und der die große Mehrzahl der Podilegiden angehört, stand mir nicht sehr zahlreiches Material zur Verfügung; dennoch, glaube ich, war es ausreichend, die hier vorkommenden Verhältnisse im Prinzip festzustellen.

Auch hier sind bereits bei den niederen Arten Unterschiede vorhanden, wie z. B. bei dem Vergleich von Schnitten durch das Gehirn von Andrena fulva (Fig. 25, Taf. 3) und Halictus quadristrigatus (Fig. 26, Taf. 3) auffällt. Bei ersterem zeigen die pilzhutförmigen Körper eine ansehnliche Höhe, reichen jedoch lateral nur bis etwa zur Mitte der inneren Markmasse *(M.m.i)* des gut entwickelten Lobus opticus, während sie bei Halictus, weniger hoch, mehr in die Breite ausgedehnt sind, was sich auch in den Maßen der Tabelle III bemerkbar macht.

Nomia diversipes (Textfig. 19 A) hingegen zeigt sich in der relativen Höhe der pilzhutförmigen Körper den genannten Arten

überlegen, während bei Systropha curvicornis (Textfig. 19 B) die Entwickelung hauptsächlich lateralwärts stattgefunden hat. (Das letzte Objekt war übrigens schlecht orientiert, und ich glaube, daß die Höhe größer ist, als ich sie unter diesen Umständen messen



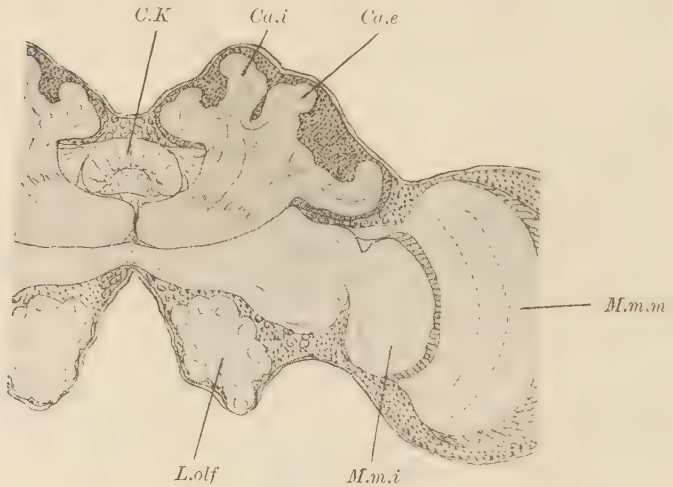
Textfig. 19. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Nomia diversipes ♀ (A) und Systropha curvicornis ♀ (B). Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1 : 75.

konnte.) Auch unter Arten derselben Gattung zeigen sich Verschiedenheiten, ohne daß man allerdings die eine Art höher als die andere entwickelt nennen könnte, indem zum Beispiel bei Andrena albicans ♀, die eine relativ geringere Breite der pilz-

Tabelle

	a μ	b μ	c μ	h μ
Halictus 4-strigatus ♀	1106,7	954,8	1822,8	466,55
„ calceatus ♀	824,6	694,4	1323,7	325,5
„ „ ♂	1019,9	856,6	—	390,6
Andrena fulva ♀	1388,8	1171,8	2538,9	531,65
„ albicans ♀	1041,6	954,8	2039,8	477,4
„ „ ♂	868,0	781,2	1822,8	390,6
„ carbonaria ♀	1193,5	1106,7	2517,2	477,4
„ „ ♂	1085,0	989,52	2343,6	368,9
Nomia diversipes ♀	976,5	868,0	—	434,0
„ „ ♂	1085,0	976,5	—	423,15
Systropha curvicornis ♀	998,2	824,6	—	336,35
Eucera longicornis ♀	1345,4	1085,0	2387,0	542,5
„ „ ♂	1258,6	1085,0	2235,1	520,8
Anthophora vulpina ♀	1562,4	1171,8	2473,8	672,7

Tabelle III: Bezeichnungen wie Tabelle I und II.



A

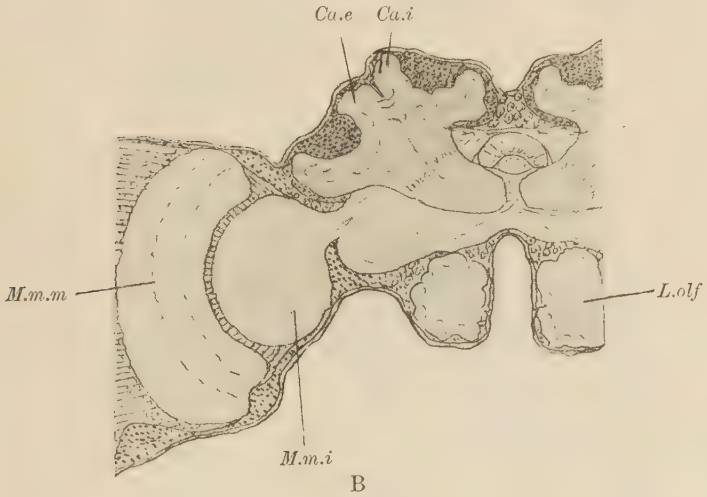
Textfig. 20. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Andrena albicans ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen wie gewöhnlich. 1 : 60.

hutförmigen Körper aufweist als Andrena fulva ♀, dafür eine größere Höhe kompensierend eintritt.

Eucera longicornis (Fig. 27, Taf. 4) dagegen zeigt sich in fast allen Indices den vorhergehenden Arten überlegen und wird darin noch von Anthophora vulpina (Fig. 28, Taf. 4) übertroffen, die wahrscheinlich die höchst entwickelte Gattung unter den soli-

III.

a/b	a/c	h/b	h/c	D a/b	D a/c	D h/b	D h/c
1,15	0,607	0,488	0,255	—	—	—	—
1,18	0,622	0,468	0,245	−0,02	—	+ 0,012	—
1,20	—	0,456	—				
1,18	0,547	0,453	0,209	—	—	—	—
1,09	0,510	0,500	0,234	−0,02	+ 0,034	0,000	+ 0,020
1,11	0,476	0,500	0,214				
1,07	0,474	0,431	0,189	−0,02	+ 0,009	+ 0,059	+ 0,032
1,09	0,465	0,372	0,157				
1,12	—	0,500	—	+0,01	—	+ 0,067	—
1,11	—	0,433	—				
1,21	—	0,407	—	—	—	—	—
1,24	0,563	0,500	0,227	+0,08	0,000	+ 0,020	— 0,006
1,16	0,563	0,480	0,233				
1,33	0,631	0,574	0,271	—	—	—	—

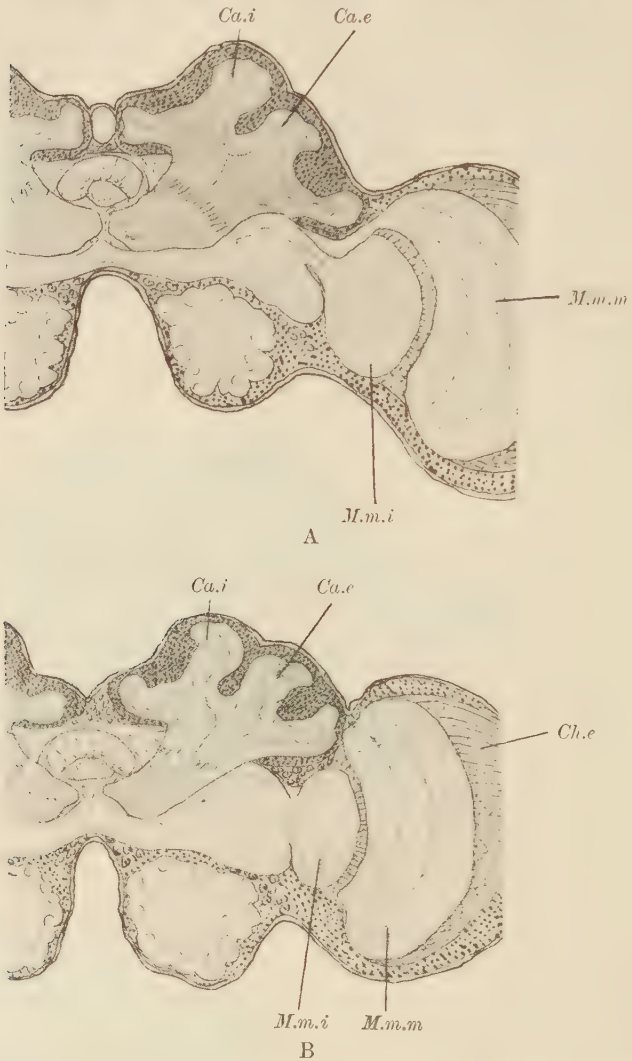


B

tären Apiden überhaupt repräsentiert. Ihre Indices übertreffen durchweg die von Anthidium (Tabelle II) und nähern sich denen der Hummeln (Tabelle IV), mit deren Gehirn das von Anthophora überhaupt eine große Aehnlichkeit besitzt.

Sexueller Dimorphismus findet sich bereits bei Halictus und Andrena (Textfig. 20). Bei Andrena steht das Männchen infolge der geringeren relativen Breite der Protocerebralloben noch etwa auf gleicher Höhe mit dem Weibchen, bei Andrena carbonaria aber (s. Tabelle III) ist das Weibchen im Vorteil, ebenso wohl bei Nomia diversipes und Eucera longicornis (Textfig. 21). Doch

liegen die Verhältnisse hier nicht so klar wie bei den Gastrilegiden, indem noch bei der bereits hoch entwickelten Eucera, wo das Weibchen sehr gut entwickelte Lobi optici besitzt, das Männchen

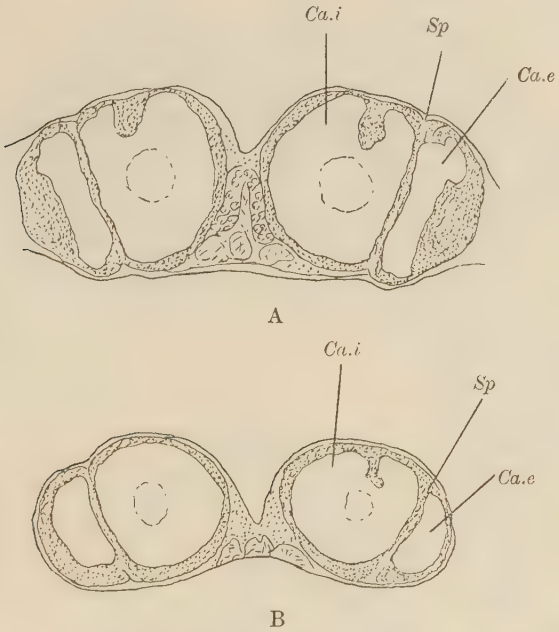


Textfig. 21. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Eucera longicornis ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen siehe Textfig. 12. 1:52.

im Verhältnis der pilzhutförmigen Körper zum größten Abstand der mittleren Markmassen dem Weibchen überlegen ist.

Ueber die Verhältnisse bei Anthophora kann ich keine Auskunft geben, da ich nicht genügend Männchen und Weibchen ein und derselben Art bekommen konnte.

Zu bemerken ist noch, daß auch bei Andrena apicata (Textfigur 22) und bei Eucera der Verlauf der Spaltfurche bei den



Textfig. 22. Zwei Horizontalschnitte durch das Gehirn von Andrena apicata ♀ (A) und ♂ (B).
Sp Spaltfurche. 1 : 60.

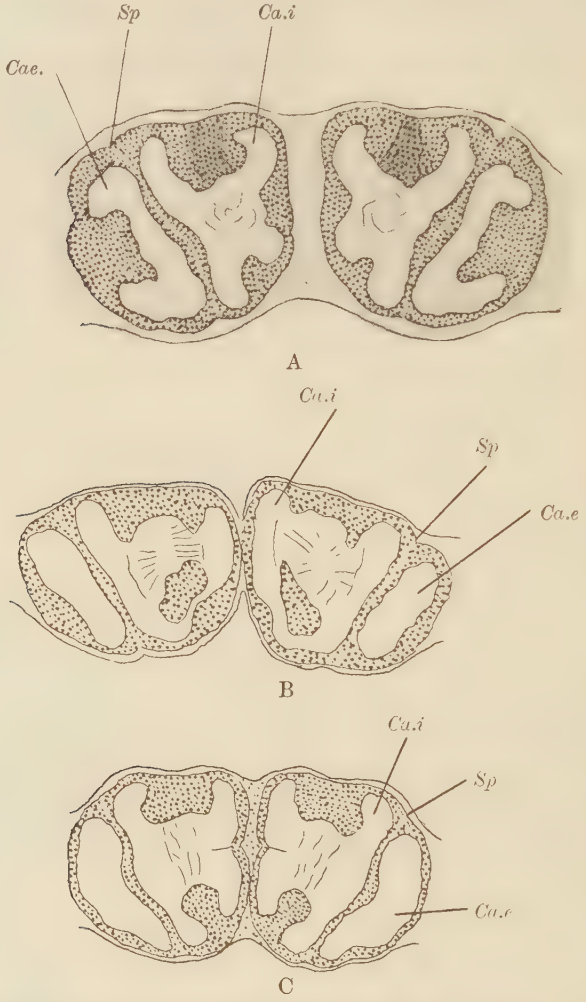
Weibchen mehr gerade von vorn nach hinten gerichtet ist als bei den Männchen, so daß diese Anordnung sich vermutlich bei den meisten solitären Apiden finden wird.

γ) Soziale Apiden.

Bei den Hummeln hat die Entwickelung der pilzhutförmigen Körper den solitären Apiden gegenüber weiterhin erhebliche Fortschritte gemacht. Die Globuli sind höher geworden als bei Anthophora und greifen auch lateralwärts auf den Lobus opticus hinüber (Fig. 29, Taf. 4). Infolge dieses Wachstums erreichen die Indices bei den Hummeln (Tabelle IV) die größten von mir bei den Apiden gemessenen Werte. Diese Werte sind im übrigen nicht für alle Arten dieselben, z. B. für Bombus agrorum ♀ größer

als für Bombus lapidarius ♀, noch größer wahrscheinlich, nach den Arbeiterinnen zu schließen, bei Bombus terrestris ♀.

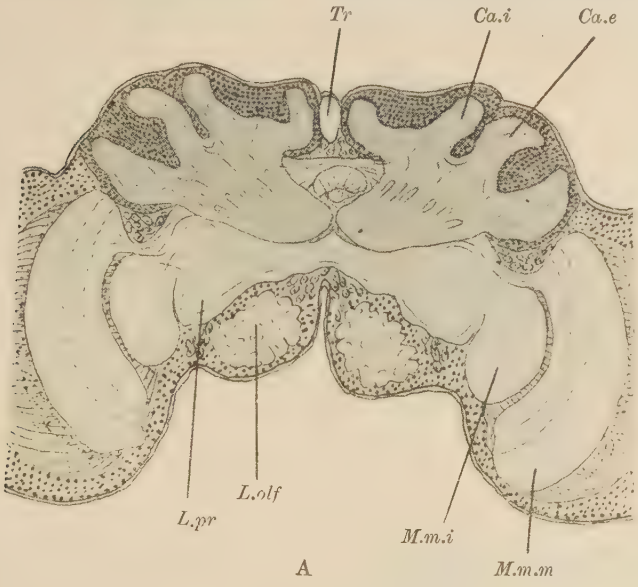
Sexuelle Differenzen zeigen sich einmal in der Lage der Becher zueinander (Textfig. 23), indem die Spaltfurche *(Sp)* bei



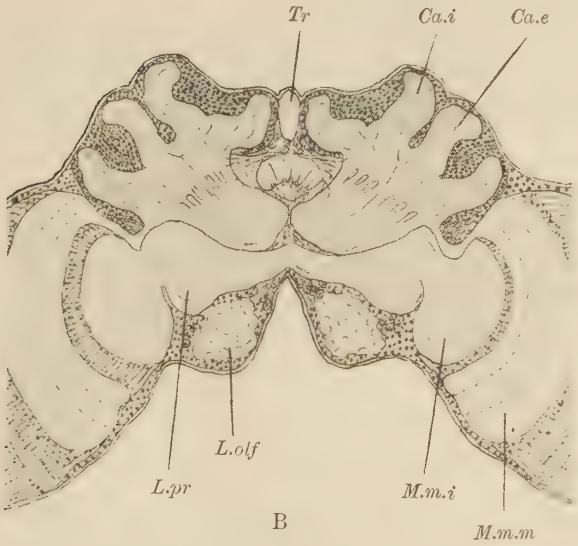
Textfig. 23. Drei Horizontalschnitte durch das Gehirn von Bombus agrorum ♀ (A), ☿ (B), ♂ (C).
Sp Spaltfurche. 1 : 40.

der Königin (A) gerader zu verlaufen scheint als bei den Arbeiterinnen und Männchen. (Bei Apis mellifica tritt dieser gerade Verlauf nach Jonescus und meinen Befunden bei den Arbeiterinnen

auf); sodann in den Größenverhältnissen der pilzhutförmigen Körper (Textfig. 24 A—C). Man kommt beim Durchsehen der Schnittserien zu der Ueberzeugung, daß das Gehirn des Weibchens höher



A



B

entwickelt ist als das der Arbeiterin, und zwar nicht nur absolut, sondern auch relativ. Diese Ueberzeugung wird durch die Messungen

durchaus bestätigt. Sowohl bei Bombus lapidarius wie Bombus agrorum sind die Weibchen in drei Indices den Arbeiterinnen überlegen, nur im Verhältnis a/c (Breite der pilzhutförmigen Körper:

C

Textfig. 24 A—C. Drei Frontalschnitte durch das Gehirn von Bombus agrorum ♀ (A), ☿ (B), ♂ (C).
Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1:40.

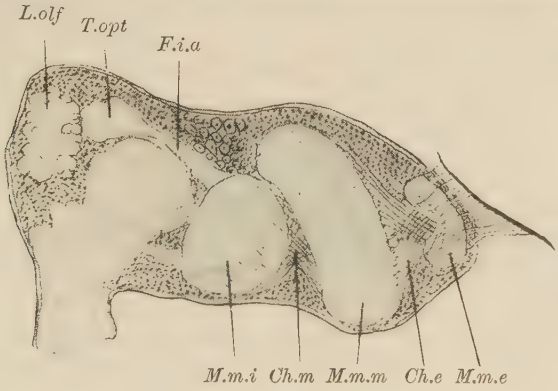
größten Abstand der mittleren Markmassen) stehen sie diesen gegenüber infolge der größeren Ausdehnung der Lobi optici zurück. (Auf die theoretische Bedeutung dieser Tatsache wird in der zu-

Tabelle IV.

	a µ	b µ	c µ	h µ	a/b	a/c	h/b	h/c
Bombus lapidarius ♀	1692,6	1215,2	2300,2	629,3	1,38	0,736	0,517	0,273
„ „ ☿	1432,2	1128,4	1887,9	499,1	1,26	0,755	0,442	0,264
„ „ ♂	1345,4	998,2	2039,8	629,3	1,34	0,659	0,565	0,276
„ agrorum ♀	1605,8	1128,4	2083,2	691,4	1,42	0,770	0,615	0,333
„ „ ☿	1649,2	1171,8	1996,4	585,9	1,40	0,826	0,500	0,293
„ terrestris ☿	1822,8	1258,6	2560,6	846,3	1,44	0,711	0,672	0,330
„ „ ♂	1562,4	1171,8	2560,6	759,5	1,33	0,610	0,648	0,296
Apis mellifica ♀	1171,8	1041,6	1866,2	520,8	1,12	0,627	0,500	0,279
„ „ ☿	1215,2	1085,0	2039,8	607,6	1,12	0,595	0,560	0,297
„ „ ♂	1128,4	1041,6	2126,6	585,9	1,08	0,536	0,562	0,275

Tabelle IV: Bezeichnungen wie Tabelle I und II.

sammenfassenden Besprechung eingegangen werden.) Die Männchen sind am wenigsten gut entwickelt, was in der Tabelle IV weniger gut bei Bombus lapidarius ♂ — da hier die Höhe der pilzhutförmigen Körper infolge der Richtung des Schnittes etwas größer



Textfig. 25. Horizontalschnitte durch das Gehirn von Bombus agrorum. A = Typus des ♀ und ☿, B = Typus des ♂.
Ret Retina, *M.m.e, M.m.m, M.m.i* äußere, mittlere und innere Markmasse, *Ch.e, Ch.m* äußere, mittlere Kreuzung, *L.olf* Lobus olfactorius, *L.pr* Lobus protocerebralis, *T.opt* Tuberculum opticum, *F.i.a* Fasciculus inferior anterior. 1 : 52.

erscheint, als sie in Wirklichkeit ist —, ganz einwandfrei jedoch bei Bombus terrestris zum Ausdruck kommt.

Bei Apis mellifica ist die Reihenfolge eine andere, indem hier, wie Jonescu ausführlich beschrieben hat, die pilzhutförmigen Körper der Arbeiterinnen relativ am größten sind, darauf die Weibchen folgen und an letzter Stelle die Männchen stehen. (Den

verschiedenen Verlauf der Spaltfurche erwähnte ich bereits.) Ich kann diese Ergebnisse durch meine Untersuchungen bestätigen (vgl. auch Tabelle IV). Ueberraschend erscheinen zunächst beim Betrachten der Tabelle die — mit denen der Hummeln verglichen — kleinen Indices von Apis mellifica. Diese Erscheinung wird jedoch begreiflich, wenn man bedenkt, daß die bewunderte hohe Organisation des Bienenstaates in erster Linie in einer weit durchgeführten Arbeitsteilung besteht, die zwar den Staat als Einheit zu großen Leistungen befähigt, ohne daß dazu jedoch eine besonders hohe Entwickelung der Instinkte des Einzelindividuums erforderlich ist; fast könnte man sagen: im Gegenteil. Man vergleiche z. B. die enorm vielseitige Tätigkeit eines Hummelweibchens mit der einseitigen Ausbildung der geschlechtlichen Instinkte bei einer Apiskönigin. Dazu kommt, daß möglicherweise unter den Bienenarbeiterinnen eine weitere Arbeitsteilung eingetreten ist, indem die einen das Einsammeln der Nahrung, die anderen nur die Zucht der neuen Generation besorgen; dadurch würde auch eine Erklärung gegeben für die Tatsache, daß Bachmetjew (1) durch seine analytisch-statistischen Untersuchungen zwei polymorphe Formen bei den Bienenarbeiterinnen hat nachweisen können.

Auch am Lobus opticus zeigen sich in der Anordnung der Markmassen auf Horizontalschnitten Verschiedenheiten, sehr deutlich bei Hummeln (Textfig. 25), weniger deutlich bei Apis mellifica. Während nämlich der Lobus opticus von ♀ und ☿ nichts vom Typus wesentlich Abweichendes aufweist, die mittlere Markmasse vielleicht sogar nicht so stark um ihre vertikale Achse gedreht ist, wie es bei Xylocopa der Fall ist (Fig. 18, Taf. 3), ist diese Drehung bei den Männchen sehr auffällig (Textfig. 25 B, *M.m.m*). Der Grund hierfür liegt offenbar in einer starken Verschiebung der Retina auf die Vorderfläche des Gehirns bei den Männchen. Die äußere Markmasse *(M.m.e)* ist dieser Bewegung gefolgt, und auch die mittlere Markmasse hat sich so gedreht, daß alle Fasern der äußeren Kreuzung *(Ch.e)* auf der vorderen konkaven Oberfläche eindringen können.

δ) Schmarotzerbienen.

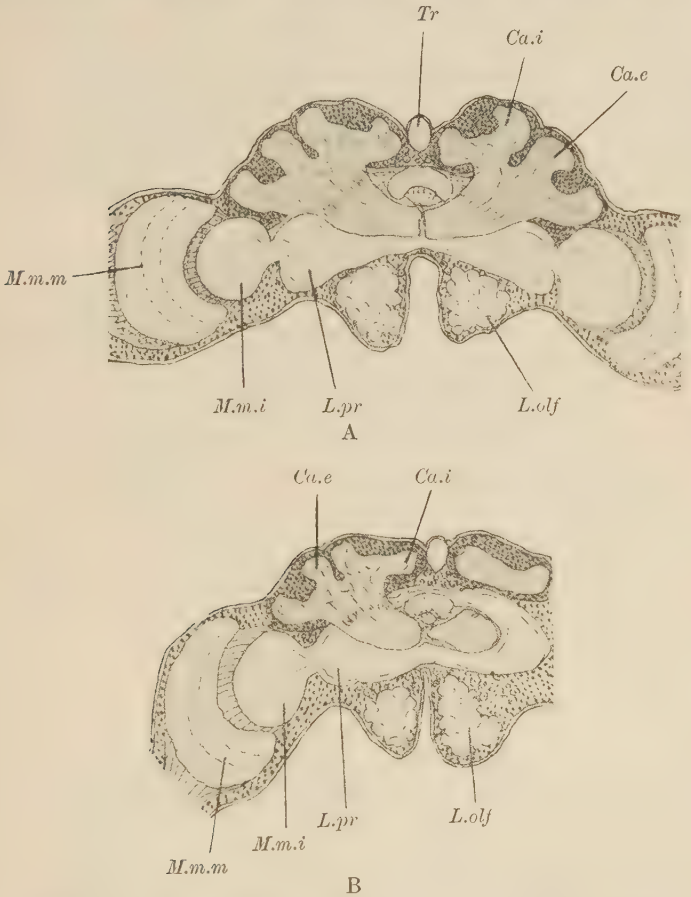
Untersucht:

Nomada succincta,

Psithyrus vestalis.

Ihre Lebensweise hat für die schmarotzenden Bienen eine Reihe von Umbildungen, besonders der äußeren Gestalt im Gefolge

gehabt, so den Verlust des Sammelapparates und Reduktion der Behaarung. Eine ähnliche Einbuße haben sie auch in Bezug auf die Ausbildung ihrer Instinkte erfahren, was sich in einer deutlichen Reduktion der pilzhutförmigen Körper bemerkbar macht. Bei Nomada succincta ist diese Tatsache wegen der noch nicht geklärten



Textfig. 26. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Nomada succincta ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1 : 40.

Abstammungsfrage weniger leicht zu beobachten als bei Psithyrus (Fig. 30, Taf. 4), der mit Sicherheit von Bombus abzuleiten ist. Bei dieser Art zeigt sich zwar der Lobus opticus sehr gut entwickelt, relative Breite und Höhe der pilzhutförmigen Körper haben dagegen abgenommen, wie auch aus dem Vergleich der Tabellen IV

und V hervorgeht. Die Männchen haben im Vergleich damit scheinbar nur wenig an Instinkten eingebüßt (vgl. Psithyrus vestalis ♂, Tabelle V, mit Bombus terrestris ♂, Tabelle IV) und sich in bezug auf die Entwickelung des Gehirns nahezu auf der erreichten Stufe gehalten, ähnlich wie sich ja auch die Reduktion in der Behaarung in erster Linie bei den Weibchen geltend macht. — Friese (29) konstatiert weiter für die Schmarotzer einen Ausgleich des geschlechtlichen Dimorphismus; ein solcher Dimorphismus ist bei den beiden genannten Arten allerdings in bezug auf das Zentralnervensystem noch vorhanden; aber die Rückbildung der pilzhutförmigen Körper hat hier sowohl bei Nomada wie auch bei Psi-

Tabelle V.

	a µ	b µ	c µ	h µ	a/b	a/c	h/b	h/c
Nomada succincta ♀	1258,6	998,2	2126,6	455,7	1,26	0,591	0,456	0,214
„ „ ♂	1063,3	824,6	1779,4	390,6	1,28	0,591	0,473	0,219
Psithyrus vestalis ♀	1475,6	1302,0	2517,2	672,7	1,13	0,586	0,516	0,267
„ „ ♂	1258,6	954,8	1996,4	542,5	1,31	0,630	0,568	0,271

	D a/b	D a/c	D h/b	D h/c
Nomada succincta ♀	— 0,02	0,000	— 0,017	— 0,005
„ „ ♂				
Psithyrus vestalis ♀	— 0,18	— 0,044	— 0,052	— 0,004
„ „ ♂				

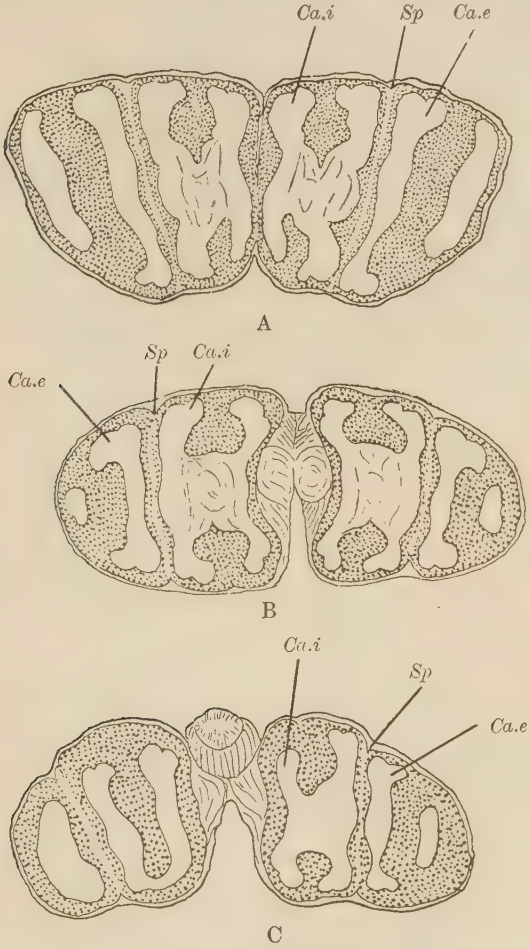
Bezeichnungen wie Tabelle I und II.

thyrus bei den Weibchen einen solchen Grad erreicht, daß jetzt nicht mehr sie, sondern die Männchen bei weitem die überlegenen sind (Tabelle V, D). Auch die Textfig. 26 läßt erkennen, daß beim Männchen (B) die Globuli im Verhältnis zum übrigen Gehirn sehr gut entwickelt sind, während sich das Weibchen (A) durch die Größe des Lobus opticus auszeichnet.

Diese noch hochstehenden Männchen lassen den Schluß zu, daß die Schmarotzer sehr gut entwickelt gewesen sein müssen, bevor sie zur parasitischen Lebensweise übergingen. Lobi optici und Lobi olfactorii lassen keine Spur von Rudimentation erkennen, sie haben sich wahrscheinlich nach Uebergang zum Parasitismus noch weiter entwickelt, da sie ja für die Tiere zum Auffinden der Nester ihrer Wirte von größter Bedeutung sind.

F. Vespiden.

Bereits Totalpräparate (Fig. 6, Taf. 1) lassen erkennen, daß wir es bei den Wespen mit hoch entwickelten Formen zu tun haben, und gleichzeitig läßt die Form und Anordnung der riesigen Becher *(Ca)* auf wesentliche Verschiedenheiten den Apiden gegen-



Textfig. 27. Drei Horizontalschnitte durch das Gehirn von Vespa vulgaris ♀ (A), ☿ (B) und ♂ (C).
Bezeichnungen wie gewöhnlich. 1 : 40.

über schließen. Diese Verschiedenheiten zeigen sich in der Tat bei histologischen Untersuchungen zunächst als so bedeutend, daß der erste Untersucher, Flögel (26), die Ansicht aussprach, es unterscheide sich das Gehirn einer Wespe von dem einer Biene

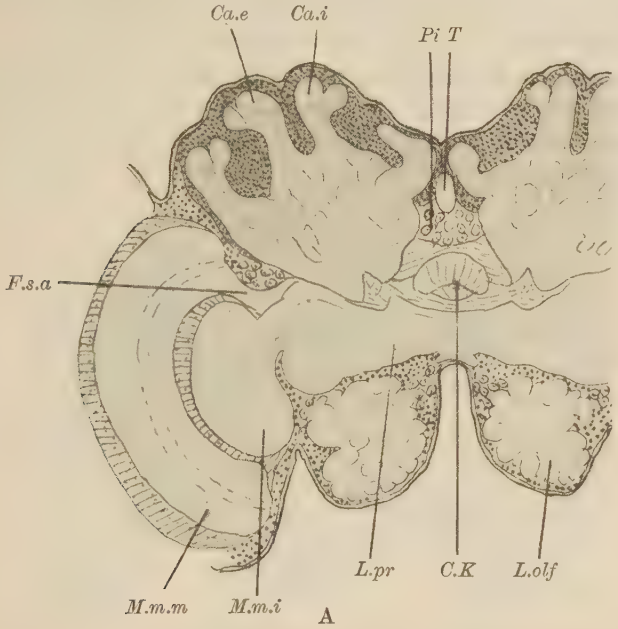
mehr, als das einer Biene von Blatta. Erst VIALLANES (66) wies den Bau des Gehirns als bei Wespen und Bienen prinzipiell übereinstimmend nach. Seinen vorzüglichen Ausführungen ist wenig hinzuzufügen, ich werde daher nur kurz über die für diesen Fall in Betracht kommenden Verhältnisse berichten.

Die pilzhutförmigen Körper (Fig. 31 *P.K*, Taf. 4) haben eine außerordentliche Ausbildung nach oben und lateral hin erfahren, und die beiden Globuli liegen jederseits nahezu direkt nebeneinander, so daß die Spaltfurche (Textfig. 27 *Sp*) bei allen drei Formen in annähernd gerader Linie verläuft, beim Männchen (C) vielleicht etwas schräger als beim Weibchen und Arbeiterin. Die Fibrillärsubstanz der Becher ist nach vorn und hinten über die Protocerebralloben herübergewachsen und weist zur Vergrößerung ihrer Oberfläche noch mannigfache Auftreibungen und Verdickungen auf, so im besonderen konstant eine ringsherum verlaufende Einkerbung am oberen Rande, so daß dieser dadurch auf dem Frontalschnitt (Fig. 31, Taf. 4) doppelt gelappt erscheint.

Die voluminösen Stiele *(St)* ziehen annähernd senkrecht nach abwärts bis etwa zur Höhe des Zentralkörpers *(C.K)*, indem sie sich dabei kegelförmig stark nach unten zu verjüngen. Von hier aus geht die vordere Wurzel direkt frontalwärts. Sie fällt nicht nur durch ihren außerordentlich geringen Durchmesser auf (s. Fig. 6 *R.a*, Taf. 1), sondern auch durch ihre Struktur, da sie nicht, wie bei den anderen Hymenopteren, aus annähernd homogener Marksubstanz besteht, sondern nur ein feines Fibrillenbündel mit zunächst wenigen eingelagerten Kernen darstellt. Je mehr sich die vordere Wurzel der Frontalfläche des Gehirns nähert, um so zahlreicher werden die Kerne, die Fasern werden immer undeutlicher und verschwinden schließlich ganz zwischen dem frontalen Ganglienzellbelag des Gehirns.

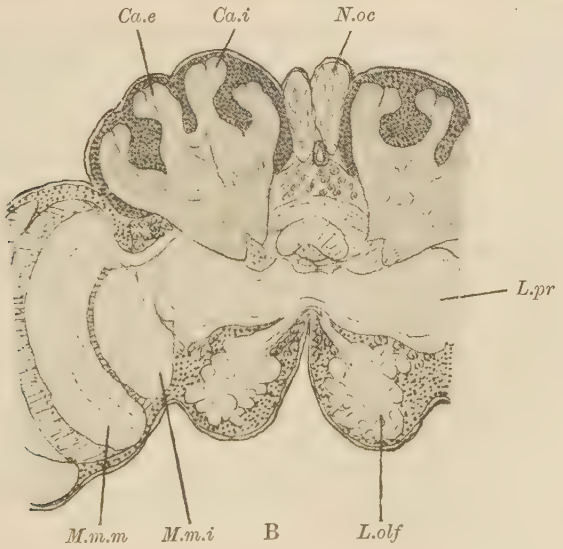
Auch die innere Wurzel (Fig. 31 *R.i*, Taf. 4), die FLÖGEL noch ganz übersehen hatte, besteht nur aus Zügen feiner Fibrillen, die im Bogen nach abwärts ziehen und sich mit denen der Gegenseite vermischen. Diese direkte Vereinigung der inneren Wurzeln ist bei den Hymenopteren bis jetzt nur bei den Wespen bekannt; auch sonst finden wir unter den Tracheaten eine direkte Vereinigung der als „Stiele“ bezeichneten Fibrillenbündel mit denen der Gegenseite nur bei ganz niederen Formen, ist also zweifellos von den Wespen selbständig wieder erworben. — Daß von diesen inneren Wurzeln aus Fasern direkt (und unter teilweiser Kreuzung) in den Zentralkörper eindringen, was VIALLANES nicht entscheiden

konnte, scheint mir insbesondere nach Untersuchungen an Puppen außer Zweifel zu stehen.

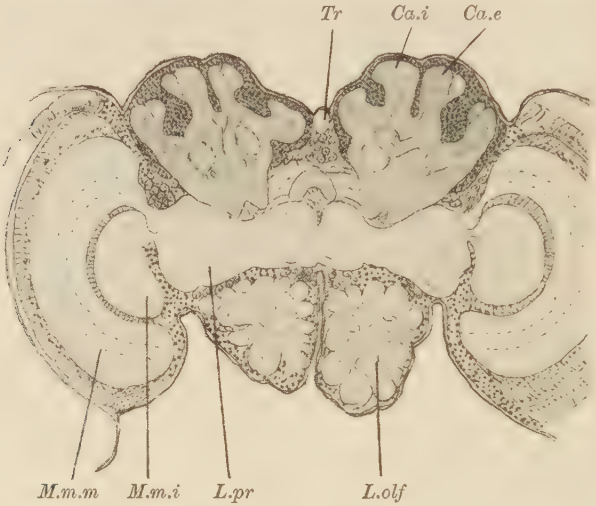


Textfig. 28. Drei Frontalschnitte durch das Gehirn von Vespa vulgaris ♀ (A), ☿ (B), ♂ (C).

Tr Trachee, *C.K* Zentralkörper, *Pi* Pars intercerebralis, *F.s.a* Fasciculus superior anterior. Die übrigen Bezeichnungen cf. Textfig. 12. 1:40.



Unter den einzelnen Gattungen der Wespen bestehen Verschiedenheiten in den Größenverhältnissen der Hirnteile zueinander (Tabelle VI), ebenso zwischen den einzelnen Geschlechtern (Tabelle und Textfig. 28 A—C), und zwar hier in demselben Sinne wie bei den Hummeln. Das Weibchen (A) zeichnet sich sowohl durch die Entwickelung der Breite wie der Höhe vor den übrigen Formen aus; die Arbeiterinnen (B) haben weniger in der relativen Höhe der pilzhutförmigen Körper, als vielmehr in der Breite eine Re-



C

duktion erfahren, während das Männchen (C) demgegenüber noch schlechter gestellt ist und auch noch an relativer Höhe Einbuße erleidet, obgleich es andererseits der Arbeiterin in der absoluten Größe des Gehirns und Ausbildung der Lobi optici überlegen ist.

Die Tabelle VI gibt über diese Verhältnisse zahlenmäßigen Aufschluß.

Tabelle VI.

	a µ	b µ	c µ	h µ	a/b	a/c	h/b	h/c
Vespa crabro ♀	1996,4	1736,0	3385,2	824,6	1,15	0,589	0,475	0,243
Polistes gallica ☿	1258,6	954,8	1909,6	542,5	1,31	0,659	0,568	0,284
„ „ ♂	1302,0	1215,2	2256,8	542,5	1,07	0,576	0,446	0,240
Vespa vulgaris ♀	1736,0	1215,2	2300,2	716,1	1,42	0,754	0,589	0,311
„ „ ☿	1519,0	1215,2	1996,4	629,3	1,25	0,695	0,517	0,315
„ „ ♂	1345,4	1085,0	2126,6	564,2	1,24	0,632	0,520	0,265

Bezeichnungen wie Tabelle I.

Zusammenfassung und theoretische Verwertung der Untersuchungsergebnisse.

Trotz des durchaus einheitlichen Bauplanes des Hymenopterengehirnes zeigen sich bei den einzelnen Unterordnungen doch mannigfache Verschiedenheiten, insbesondere der drei variablen Teile: der pilzhutförmigen Körper, des Lobus opticus und des Lobus olfactorius.

Die pilzhutförmigen Körper sind jederseits der Mittellinie gelegene unpaare, durch den „sillon cérébral médian“ VIALLANES getrennte Organe, die, zunächst nur sehr wenig hervortretend (Tenthrediniden), immer mehr an Mächtigkeit durch Ausdehnung in die Höhe und Breite gewinnen (Uroceriden, Ichneumoniden, Apiden), bis sie bei den Wespen ihre höchste Ausbildung erreichen (Fig. 1—6, Taf. 1). In jedem pilzhutförmigen Körper kann man zwei aus charakteristischen Ganglienzellen und Fibrillärsubstanz bestehende Globuli unterscheiden, die voneinander durch eine Spaltfurche (la scissure du corps pédonculé, VIALLANES) getrennt sind. Diese Spaltfurche, die deutlich erst von den Ichneumoniden an erkennbar wird, verläuft nur bei den Cynipiden von hinten lateral nach vorn medial, bei den meisten übrigen Arten von hinten medial nach vorn lateral — ganz extrem bei den Ichneumoniden und Braconiden — und nur selten bei hoch entwickelten Formen (Apis mellifica ☿, Vespa vulgaris ♀, ☿) annähernd gerade von vorn nach hinten.

Die Ganglienzellen der Globuli haben bei den Aculeaten eine weitere Differenzierung in eine mediale, stark tingierbare, und eine zweite, sie ringförmig umgebende Gruppe erfahren. Sie liegen zunächst noch weit von denen der Gegenseite entfernt, so daß die dazwischen liegenden protoplasmareichen Ganglienzellen der Pars intercerebralis sich ausgiebig entfalten können; bei zunehmender Entwickelung wachsen sie jedoch immer mehr der Mittellinie entgegen über diese Zellen der Pars intercerebralis herüber, deren Anzahl und Ausdehnungsgebiet dadurch immer beschränkter wird, bis sich die beiderseitigen inneren Globuli schließlich in der Medianebene berühren. Auch lateralwärts macht sich ein Wachstum besonders bemerkbar, indem die pilzhutförmigen Körper, die anfangs nur den Protocerebralloben aufsitzen, sich über den lateralen Rand derselben hinüber bis auf die innere, unter Umständen auch mittlere Markmasse des Lobus opticus ausdehnen.

Die Marksubstanz der Globuli tritt in verschiedenen Typen auf, deren ich vier unterscheide. Der einfachste, der keulen- oder kolbenförmige Typus, findet sich bei den Tenthrediniden. Aus ihm entwickelt sich durch eine mediale Vertiefung der Schalentypus der Cynipiden und Uroceriden. Indem die Schalenränder nun weiter auswachsen und durch mannigfaltige Verdickungen und Aufwulstungen eine Oberflächenvergrößerung bewirken, entsteht daraus einmal der Kelchtypus der Ichneumoniden und Braconiden, andererseits der Bechertypus der Aculeaten.

Der Lobus opticus besteht bei allen untersuchten Hymenopteren aus den für die Tenthrediniden genauer beschriebenen Kreuzungen und Markmassen; letztere können jedoch in ihrer Form und noch mehr in ihrer Lage bei den Unterordnungen voneinander abweichen. Dabei zeigen besonders die mittlere und innere Markmasse, die bei den Blattwespen noch annähernd quer zum Verlauf des Lobus opticus gestellt sind, die Tendenz, sich um ihre vertikalen Achsen zu drehen, und zwar stets so, daß die mittlere Markmasse sich mit ihrer Konkavität nach vorn, die innere nach hinten wendet, wie wir es am extremsten bei den Ichneumoniden finden.

Bei diesen erreicht auch der Lobus olfactorius, dessen Größe variabel ist, qualitativ und quantitativ seine höchste Ausbildung.

Es frägt sich nun, ob sich diese Ergebnisse zu phylogenetischen Betrachtungen verwerten lassen.

Zu Erörterungen über die phylogenetische Stellung der Hymenopterenfamilien wurden bisher hauptsächlich allgemein biologische Gesichtspunkte und die verschiedene Ausbildung der Mundwerkzeuge herangezogen. Letztere scheinen jedoch außerordentlich wenig konservative Organe zu sein und sind zu phylogenetischen Spekulationen nur mit großer Vorsicht zu verwenden. Nach Demoll (18) besitzen z. B. die Uroceriden wesentlich primitivere Mundteile als die Blattwespen, während sie nach der Entwickelung des Zentralnervensystems wesentlich höher stehen als diese; ich verweise ferner auf die ebenda besprochenen, aus gänzlich verschiedenen Grundformen heraus entstandenen Konvergenzerscheinungen bei unter ähnlichen Ernährungsbedingungen lebenden Arten. (Man vergleiche hierzu auch die zu unannehmbaren Folgen führende Arbeit Langhoffers [44] über die Mundteile der solitären Apiden.)

Fruchtbarer scheint mir eine Betrachtungsweise zu sein, welche die verschieden hohe Ausbildung der Instinkt- und Reflextätigkeit, wie sie sich in der Biologie — also in der Lebensweise, Eiablage,

Nestbau, Brutpflege usw. — äußert, zum Ausgangspunkt nimmt, indem sie dabei, um das subjektive Moment und eventuelle Anthropomorphisierungen tunlichst auszuschalten, möglichst die Ausbildung der materiellen Grundlage dieser Instinkte, der Gehirne, und bei ihnen wieder die verschiedene Entwickelung der pilzhutförmigen Körper als der hauptsächlichsten Reflex- und Assoziationszentren berücksichtigt.

Von diesem Gesichtspunkte aus sind zweifellos die Tenthrediniden als die ursprünglichsten der untersuchten Hymenopteren anzusehen. Auf eine nahe Verwandtschaft mit ihnen lassen die Zustände schließen, die wir bei den Cynipiden und Uroceriden angetroffen haben, bei denen beiden der keulenförmige Typus der Globuli zum schalenförmigen weitergebildet ist, jedoch in verschiedener Weise, indem bei den Cynipiden die inneren Globuli nach hinten, die äußeren nach vorn rücken, die Spaltfurche daher als bei der einzigen untersuchten Gattung, von lateral hinten nach medial vorn verläuft, umgekehrt wie bei allen anderen, auch den Uroceriden. Dabei ist die Entfaltung der Globuli bei den Cynipiden mächtiger als bei den Uroceriden, indem die Ganglienzellmassen bei den ersten die Protocerebralloben überwachsen haben, und dementsprechend auch die Markmassen und Stiele eine relativ größere Ausdehnung und Dicke besitzen.

Trotzdem können die Cynipiden nicht in eine Linie mit den Holzwespen gebracht werden, da trotz dieser höheren Entwickelung der Globuli die Markmassen des Lobus opticus noch die ursprüngliche, bei den Tenthrediniden vorhandene Stellung aufweisen; beide Formen müssen sich vielmehr getrennt von den Tenthrediniden aus entwickelt haben, indem hierbei die Cynipiden den Keulentypus der Globuli zu dem Schalentypus weiterbildeten und die ihnen allein zukommende Verlagerung der Spaltfurche entwickelten, unter Beibehaltung der Stellung der Lobus-opticus-Markmassen, indem andererseits auch die Uroceriden den — im übrigen noch weniger entwickelten — Schalentypus herausbildeten, indem sie dabei die Lage der Spaltfurche so beibehielten, wie wir sie bei allen anderen Hymenopteren wiederfinden; dagegen machten die Markmassen des Lobus opticus jene Drehung durch, wie sie gleichfalls bei fast allen Hymenopteren auftritt und zunächst auch bei den Ichneumoniden weiter ausgebildet erscheint.

Es ergeben sich also mehr Anhaltspunkte für die Annahme, daß eine Weiterbildung nicht von den Cynipiden, sondern von den Uroceriden aus platzgegriffen hat, indem das Volumen der Mark-

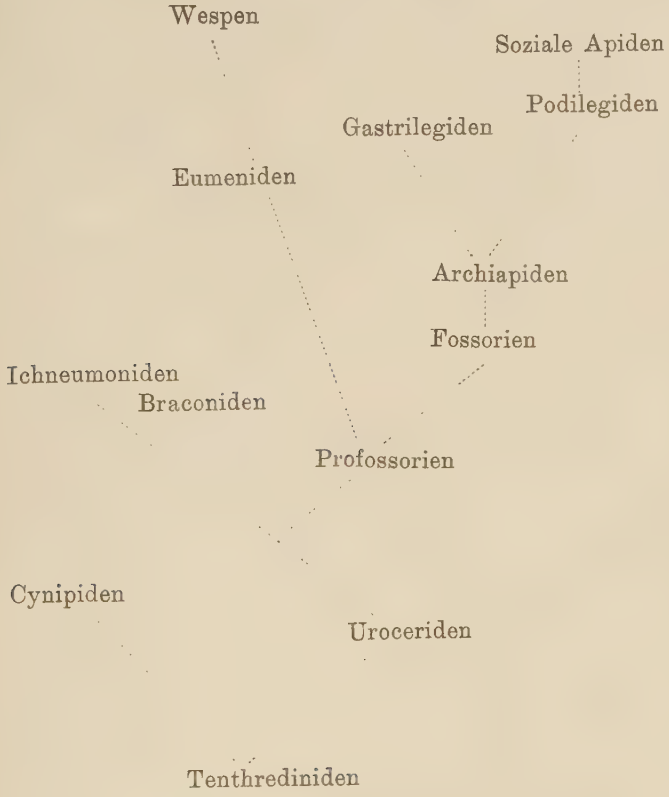
schale durch Auswachsen der Ränder vergrößert wird, und die Globuli ihre nächst höhere Entwickelungsstufe bei den Ichneumoniden erlangen. Bevor jedoch bei diesen die vollständige Ausbildung der Kelchform der Globuli, die extreme Lagerung derselben hintereinander, und die Drehung der Markmassen des Lobus opticus vollständig erfolgt war, müssen sich die Fossorien, die Stammgruppe der Aculeaten, von dieser Reihe abgezweigt haben, bei denen die bereits ausgewachsenen Ränder der Schale sich nicht nach außen, sondern mehr nach innen wandten, wodurch sich der Bechertypus der Aculeaten herausbildete. — Zu einem ähnlichen Resultate ist auch Verhoeff (61) aus rein biologischen Ueberlegungen gekommen; auch nach ihm haben sich die Grabwespen „aus der Reihe der Ichneumoniden“ entwickelt, und zwar war „der erste Schritt zur Abzweigung des Fossorienstammes der, daß die Immenmutter jedes einzelne Ei nicht einfach am Beutetier ablegte, sondern es mit demselben in einer Erdhöhle verscharrte und so völlig für sich in Anspruch nahm“. Ich glaube diese Auffassung noch dahin präzisieren zu können, daß diese Abzweigung aus der Ichneumonidenreihe nicht von heute lebenden Arten erfolgt ist, sondern daß sie, wie oben auseinander gesetzt wurde, bereits früher erfolgt sein muß.

Die Wespen zeigen ihrerseits im Bau ihres Gehirns eine so aberrante Form, daß ihre Ableitung von heute lebenden Fossorien gleichfalls nicht mehr möglich ist, auch sie müssen sich bereits von Vorstufen der heutigen Arten, von Profossorien, abgezweigt haben. Nach Verhoeff sollen sie von Protrypoxyliden abstammen, also Formen, welche den heutigen Trypoxyliden am nächsten standen, und zwar unter Einschiebung der Eumeniden. Letztere habe ich leider nicht untersuchen können, es werden sich möglicherweise interessante Zwischenformen bei ihnen auffinden lassen.

Das Gehirn der heutigen Fossorien ist bereits ganz nach dem Apistypus gebaut. Von ihnen aus ergibt sich daher ungezwungen der Uebergang zu den Archiapiden (vgl. auch H. Müller, Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen), von denen aus man weiter ein zunehmendes relatives Wachstum der pilzhutförmigen Körper und einen allmählich immer klarer sich herausdifferenzierenden sexuellen Dimorphismus unter Bevorzugung der Weibchen nachweisen kann, sowohl bei den Gastrilegiden (höchste Form Anthidium) als auch bei den Podilegiden, und zwar im großen und ganzen in einer Reihenfolge, die mit der von Friese unter hauptsächlicher Berücksichtigung des verschieden vollkommen

ausgebildeten Sammelapparates aufgestellten übereinstimmt. Die mächtigere Entwickelung der pilzhutförmigen Körper findet sich bei den Podilegidae, die mit ihren höchsten Formen zu Apis mellifica und über Anthophora zu Bombus hinüberleiten.

So würde sich also für die Unterordnungen und Familien der Hymenopteren unter hauptsächlicher Berücksichtigung der ver-



schiedenen Ausbildung des Zentralnervensystems, zum Teil in Uebereinstimmung mit Resultaten, die aus allgemein biologischen Betrachtungen und auf Grund der Entwickelung des Sammelapparates gewonnen wurden, eine Verwandtschaftstabelle von etwa der beifolgenden Anordnung ergeben.

Ueber die phylogenetische Stellung der einzelnen Gattungen der solitären Apiden untereinander haben meine Messungen nichts wesentlich Neues zutage fördern können; die dadurch gewonnenen Resultate stehen, wie ich bereits erwähnte, in der Hauptsache im

Einklang mit den von Friese aufgestellten Verwandtschaftstabellen (cf. Friese, Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen. Zool. Jahrb., Syst., Bd. V, 1891, p. 778).

Es ergab sich weiter, daß Verschiedenheiten in der Ausbildung des Zentralnervensystems auch bei den solitären Apiden existieren, und zwar zeigt sich entsprechend dem Friesechen Stammbaum eine Tendenz zu steigender Breite und Höhe der pilzhutförmigen Körper, die sich besonders schön in der Reihe der Gastrilegiden von Osmia über Chalicodoma und Megachile zu Anthidium nachweisen läßt;

daß ferner die höchsten Werte in der Reihe der Podilegiden (Bombus) erreicht werden, die jedoch beim Uebergang zu den perennierenden Staaten (Apis) eine Verminderung erfahren (hierzu vgl. das im Abschnitt „Soziale Apiden" Gesagte);

daß schließlich, in Beantwortung der eingangs aufgeworfenen Frage sexuelle Differenzen bei allen untersuchten Arten der solitären Apiden bestehen, ohne daß man aber bei den niederen Formen bereits von einem Prädominieren des weiblichen Geschlechtes sprechen könnte; bei ihnen kann z. B. für eine größere Breite der pilzhutförmigen Körper bei den Weibchen eine größere Höhe derselben bei den Männchen kompensierend eintreten (Colletes cunicularius, Eriades crenulatus) und umgekehrt (Halictus calceatus, Andrena albicans), ähnlich wie dieses auch für zwei Arten derselben Gattung der Fall sein kann (Andrena fulva und albicans). Das Ueberwiegen des Weibchens in bezug auf die Ausbildung der pilzhutförmigen Körper, das sich im Verlaufe der Phylogenese herausdifferenziert hat, greift vielmehr deutlich erst bei den höher entwickelten Arten in immer steigendem Maße Platz.

Weiter hat sich gezeigt, daß die Männchen der Schmarotzerbienen nur eine geringe Reduktion erkennen lassen, wogegen bei den Weibchen eine erhebliche Rückbildung der pilzhutförmigen Körper konstatiert werden kann, bei jedoch gut entwickeltem Lobus opticus und Lobus olfactorius.

Zum Schluß möchte ich noch darauf hinweisen, daß bei den nicht perennierenden Hummel- und Wespenstaaten das Weibchen am höchsten entwickelt ist, worauf die Arbeiterinnen und schließlich die Männchen folgen, während bei Apis mellifica die Arbeiterinnen höher stehen als Weibchen und Männchen. Dieses Resultat scheint mir deshalb von einigem Interesse zu sein, als von einigen Seiten, im besonderen von Buttel-Reepen (14), die Ansicht vertreten wird, daß die Hummel- und Wespenarbeiterinnen

nur kleine, mangelhaft ernährte, im übrigen aber morphologisch und anatomisch vollkommene Weibchen seien, also nicht direkt mit den Arbeiterinnen von Apis mellifica verglichen werden könnten. Demgegenüber glaube ich behaupten zu können, daß die Hummelarbeiterinnen sich von den Weibchen durch eine nicht nur absolut, sondern auch relativ geringere Ausbildung der pilzhutförmigen Körper und damit der Instinkte unterscheiden; daß wir also demnach auch bereits im Hummel- und Wespenei, wie nach Weismann im Bienenei, drei getrennte Anlagen für die drei verschiedenen Formen annehmen müssen.

Einen derartigen hummelähnlichen Zustand wird zweifellos auch Apis mellifica einmal durchgemacht haben. Erst als die Kolonien perennierend wurden, fand eine allmähliche Rückbildung und Verkümmerung der meisten Instinkte des Weibchens mit Ausnahme der geschlechtlichen statt; diese Verkümmerung erwies sich wahrscheinlich sogar als vorteilhaft für den Staat und bekam dadurch Selektionswert. Die Arbeiterinnen dagegen, zunächst den Weibchen gegenüber rückgebildet, besaßen immerhin noch viele Instinkte derselben und entwickelten ihrerseits noch einige weitere hinzu, so daß sie nunmehr sekundär den Weibchen überlegen wurden. (Cf. hierzu auch die Ausführungen von Buttel-Reepen, l. c. p. 49 ff.) In dieser Hinsicht würde es vielleicht interessant sein, die Ausbildung der pilzhutförmigen Körper bei korsischen Hummelarten (Bombus xanthopus u. a), die nach Ferton (25) und von Buttel-Reepen wahrscheinlich perennierend sind oder doch wenigstens im Begriff stehen, es zu werden, oder bei den nordischen Bombus kirbyellus und hyperboreus, die nach Sparre-Schneider in der Umgebung von Tromsö wieder zur solitären Lebensweise zurückgekehrt sind, mit den Befunden an einheimischen Arten zu vergleichen.

Auch eine genauere Untersuchung der postembryonalen Entwickelung würde vielleicht noch manches wertvolle Ergebnis zeitigen. Bis vor kurzem nahm man nur geringfügige histologische Veränderungen an, bis Bauer (3) feststellte, daß „es kaum ein Organsystem der Insekten gibt, welches eine so durchgreifende Metamorphose seiner Teile erfährt wie das nervöse Zentralorgan". Bauers Untersuchungen sind jedoch mehr histologische und gehen weniger auf Veränderungen der Form, Größe und Lage der einzelnen Gehirnteile ein, worüber bis jetzt nur äußerst lückenhafte Angaben existieren. Jonescu fand bei Apis-mellifica-Puppen eine schalenähnliche Form der Markmassen der Globuli, die erst

langsam zur Becherform heranwächst. Ich kann diesen Befund bestätigen, auch für Puppen von Vespa vulgaris. Bei diesen sah ich außerdem, daß die vordere Wurzel, die bei dem erwachsenen Tiere nur einen feinen Fibrillenstrang darstellt, bei der Puppe ungleich viel voluminöser ist und in Größe und Form durchaus an die vordere Wurzel der Apiden erinnert.

Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß man die in der phylogenetischen Entwickelung auftretenden verschiedenen Typen des Zentralnervensystems auch in der Ontogenie verfolgen kann, daß sich vielleicht auch Reduktionen, wie wir sie bei den Schmarotzern und bei Apis mellifica ♀ angetroffen haben, im Laufe der postembryonalen Entwickelung bemerkbar machen werden.

Freiburg i. B., im April 1910.

Literaturverzeichnis.

1) Bachmetjew, P., 1909, Analytisch-statistische Untersuchungen über die Anzahl der Flügelhaken bei Bienen und die daraus hervorgehenden Konsequenzen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCIV.
2) Balfour, F. M., 1883, The anatomie and development of Peripatus capensis. Quart. Journ. micr. Science, Vol. XXIII.
3) Bauer, V., 1904, Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XX.
4) Bellonci, 1881—1882, Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfactori negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati. Reale Acad. d. Lincei, T. XIII.
5) Berger, 1878, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. a. d. zool. Inst. Wien u. Triest, Bd. I.
6) Bethe, A., 1895, Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV.
7) — 1897, Vergleichende Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Arthropoden. Bonn 1897. (Pflügers Arch., Bd. LXVIII.)
8) — 1897—1898, Nervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L u. LI.
9) — 1898, Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben. Bonn 1898. (Pflügers Arch., Bd. LXX.)
10) — 1902, Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen. Biol. Centralbl., Bd. XXII.
11) Binet, 1894, Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinal des insectes. Journ. d'Anat. et Phys., Vol. XXX.
12) Brandt, 1876, Anatomical and morphological researches on the nervous system of Hymenoptera insectes. Ann. and Magazine of Nat. Hist., 4. Ser., Vol. XVIII.
13) v. Buttel-Reepen, 1900, Sind die Bienen Reflexmaschinen. Biol. Centralbl., Bd. XX.
14) — 1903, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, Leipzig 1903.
15) Cuccati, 1888, Ueber die Organisation des Gehirns der Somomya erythrocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI.
16) Cuvier, 1809, Vorlesungen über vergleichende Anatomie.
17) Demoll, 1908, Die Mundteile der solitären Apiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCI.
18) — 1909, Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Uroceriden, sowie etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCII.

19) Dietl, M. J., 1876, Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII.
20) Dujardin, 1850, Mémoires sur le système nerveux des insectes. Ann. Sc. nat. Zool. (3), Vol. XIV.
21) Fabre, M. J. H., 1879—1880, Étude sur les mœurs et la parthénogenèse des Halictes. Ann. Sc. nat. Zool. (6), Vol. IX.
22) — 1879, Souvenirs entomologiques, Paris.
23) — 1882, Nouveaux souvenirs entomologiques.
24) Faivre, 1857, Du cerveau des Dytisques considéré en rapport avec la locomotion. Ann. Sc. nat. Zool., Vol. VIII.
25) Ferton, Ch., 1901, Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces. Ann. Soc. entom. de France, T. LXX.
26) Flögel, J. H. L., 1878, Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. XXX.
27) Forel, A., 1874, Les fourmis de la Suisse, Lyon.
28) — 1907, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten, München.
29) Friese, H., 1888, Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte. Zool. Jahrb., Syst., Bd. III.
30) — 1891, Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen. Ibid., Bd. V.
31) — 1902, Die arktischen Hymenopteren mit Ausschluß der Tenthrediniden. Fauna Arctica, Bd. II, Jena.
32) Graber, V., 1877, Die Insekten.
33) Haller, B., 1905, Ueber den allgemeinen Bau des Tracheatensyncerebrums. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXV.
34) Hoffer, E., 1882, Biologische Beobachtungen an Hummeln und Schmarotzerhummeln. Mitt. d. nat. Ver. f. Steiermark.
35) — 1888, Die Schmarotzerhummeln Steiermarks. Ibid., 1888.
36) Janet, Ch., 1899, Essai sur la constitution de lat tête de l'insecte, Paris.
37) — Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Mém. Soc. zool. de France, T. VII, VIII, XII.
38) Jonescu, C. N., 1909, Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLV.
39) Kenyon, F. C., 1896, The brain of the bee. Journ. comp. Neurology, Vol. VI.
40) — 1896, The meaning and structure of the so-called „mush room bodies" of the hexapod brain. Amer. Nat., Vol. XXX.
41) — 1897, The optic lobes of the bee's brain in the light of recent neurological methods. Ibid., Vol. XXXI.
42) Kolbe, P. J., 1893, Insekten, Berlin.
43) Krieger, K. R., 1880, Ueber das Zentralnervensystem des Flußkrebses. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIII.
44) Langhoffer, A., 1898, Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Hymenopteren, I. Biol. Centralbl., Bd. XVIII. (Autoref.)

45) Leydig, Fr., 1864, Vom Bau des tierischen Körpers, Bd. I, 1. Hälfte, Tübingen.
46) — 1864, Tafeln zur vergleichenden Anatomie.
47) Marchal, P., 1994, La vie des Guêpes. Rev. scientifique, Bd. I.
48) — 1896, La réproduction et l'évolution des Guêpes sociales. Arch. Zool. expér. (3), Vol. IV.
49) Michels, H., 1880, Nervensystem von Orycetes nasicornis im Larven-, Puppen- und Käferzustand. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIV.
50) Müller, H., 1872, Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen, Bonn.
51) Newton, E. F., 1879, On the brain of the Cockroach (Blatta orientalis). Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. XIX.
52) Packard, 1880, The brain of the Locust. Sec. Rept. N. S. Ent.-Comp.
53) Parker, S. H., 1897, The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitt. d. zool. Station Neapel, Bd. XII.
54) Rabl-Rückhard, 1875, Ueber Insektengehirne. Arch. f. Anat. u. Phys.
55) Saint-Remy, 1890, Contributions à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Arch. Zool. expér. et gén. (2), Vol. Vbis.
56) Schmiedeknecht, O., 1907, Die Hymenopteren Mitteleuropas, Jena.
57) Schneider, J. Sp., 1894, Humlerne og deres forhold til flora'en i det arktiske Norge. Tromsö Mus. Aarshefter, 17.
58) — 1909, Hymenoptera aculeata im arktischen Norwegen. Ibid., Bd. XXIX.
59) Swammerdam, 1737, Biblia naturae. Istoria insectorum.
60) Treviranus, 1818, Biologie, Bd. V.
61) Verhoeff, C., 1892, Beiträge zur Biologie der Hymenopteren. Zool. Jahrb., Syst., Bd. VI.
62) Viallanes, H., 1882, Recherches sur l'histologie des Insectes. Ann. Sc. nat., Zool. (6), T. XIV.
63) — 1884, Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ibid. (6), T. XVIII (2e Mém.).
64) — 1884, Le ganglion optique de la Libellule (Aeschna maculatissima). Ibid.
65) — 1885, 3e Mém., Le ganglion optique de quelques larves de Diptères. Ibid. (6), T. XIX.
66) — 1887, 4e Mém., Le cerveau de la Guêpe (Vespa crabro et Vespa vulgaris). Ibid. (7), T. II.
67) — 1887, 5e Mém., Le cerveau du Criquet. Ibid. (7), T. IV.
68) — 1893, 6e Mém., Aperçu général de l'organisation du système nerveux des Articulés. Ibid. (7), T. XIV.
69) — 1891, Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la mante religieuse (Mantis religiosa). Ibid. (7), T. XI.

70) Wasmann, E., 1899, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Heft 26.
71) — 1901, Nervenphysiologie und Tierpsychologie. Biol. Centralbl., Bd. XXI.
72) Weismann, A., 1900—1901, Ueber die Parthenogenese der Bienen. Anat. Anz., Bd. XVIII, XIX.
73) — 1904, Vorträge über Deszendenztheorie, Jena.
74) Wheeler, W. M., 1890, Neuroblastes of Arthropod embryos. Journ. Morphol., Vol. IV.
75) — 1894, A contribution to Insect embryology. Ibid., Vol. VIII.
76) Ziegler, H. E., 1892, Ueber den Begriff des Instinktes. Verhandlungen d. Deutschen Zool. Gesellschaft.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

C.a Vordere Kommissur
C.dors Dorsalkommissur
Ca.i Innerer Becher
Ca.e Aeußerer Becher
Ch.e Chiasma externum = äußere Kreuzung
Ch.m Mittlere Kreuzung
Ch.i Innere Kreuzung
C.K Zentralkörper
F.i.a Fasciculus inferior anterior
F.s.a Fasciculus superior anterior
F.s.p Fasciculus superior posterior
Gl.e Globulus externus
Gl.i Globulus internus
Gl.oc Glomerula ocellaria
Gl.olf Glomerula olfactoria
Kr Kreuzung der Stiele
L.olf Lobus olfactorius
L.opt Lobus opticus
L.pr Lobus protocerebralis
M.m.e Massa medullaris externa = äußere Markmasse
M.m.i Innere Markmasse
M.m.m Mittlere Markmasse
N.a Nervus antennalis
N.oc Nervus ocellaris
Oc Ocellum
P.i Pars intercerebralis
Po.int Pons intercerebralis
P.K Pilzhutförmiger Körper
R.a Radix anterior = vordere Wurzel.
R.i Innere Wurzel
Ret Retina
St Stiel
S.Nbs Subretinale Nervenbündelschicht
Sp Spaltfurche
T.opt Tuberculum opticum
Tr Trachee

Tafel 1.

Fig. 1—6. Abbildungen verschiedener, zum Teil mit Boraxkarmin gefärbter Hymenopterengehirne, nach Totalpräparaten gezeichnet in Frontalansicht.

Fig. 1. Gehirn von Tenthredo flava ♀. 1:40.

Fig. 2. Gehirn von Sirex gigas ♀. 1:26.

Fig. 3. Gehirn von Ichneumon obsessor ♀ (Boraxkarmin). 1:40.

Fig. 4. Gehirn von Andrena albicans ♀ (Boraxkarmin). 1:40.

Fig. 5. Gehirn von Anthophora vulpina ♀ (Boraxkarmin). 1:40.

Fig. 6. Gehirn von Vespa vulgaris ♀ (Boraxkarmin). 1:26.

Tafel 3.

Auf dieser wie den folgenden Tafeln sind stets die Markmassen gelb, die Ganglienzellen blau getönt.

Fig. 7. Ein Frontalschnitt durch das Gehirn von Tenthredo mesomelaena ♀. a = äußere Ganglienzellen der äußeren Markmasse *(M.m.e)*. 1:62.

Fig. 8 a—c. Ganglienzellen aus dem Gehirn von Tenthredo mesomelaena ♀ zur Veranschaulichung der Größenverhältnisse. a: Große protoplasmareiche Ganglienzelle aus der Pars intercerebralis. b: Zellen des Lobus opticus. c: Ganglienzellen der Globuli.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch das Gehirn von Tenthredo mesomelaena ♀, etwa durch die Vereinigungsstelle des Globulus internus und externus und den daraus entspringenden Stiel *(St)*. 1:80.

Fig. 10. Gleichfalls ein Sagittalschnitt, etwas mehr median als der in der Fig. 9 abgebildete, durch den Globulus internus *(Gl.i)* und die vordere Wurzel *(R.a)*. 1:80.

Fig. 11. Horizontalschnitt durch das Gehirn von Allanthus scrophulariae ♀ unterhalb des Zentralkörpers. a = äußere Ganglienzellen der äußeren Markmasse *(M.m.e)* = la couche à noyaux, Viallanes. 1:80.

Fig. 12. Frontalschnitt durch den Kopf von Rhodites rosae ♀. Getroffen sind die lateralen Ocellen *(Oc)* und das Ganglion ocellare des mittleren Ocellums. 1:145.

Fig. 13. Horizontalschnitt durch den Kopf von Rhodites rosae ♀, unterhalb des Zentralkörpers durch die vordere *(R.a)* und innere Wurzel *(R.i)*. 1:235.

Fig. 14. Frontalschnitt durch das Gehirn von Sirex gigas ♀, etwas von hinten oben nach vorn unten. An der äußeren Markmasse des Lobus opticus *(M.m.e)* sind die 4 Schichten zu unterscheiden: a äußere Ganglienzellenschicht; b die Spindelschicht; c die innere Ganglienzellenschicht; d die innere Faserschicht. 1:52.

Fig. 15. Horizontalschnitt durch das Gehirn von Sirex gigas ♀, durch den unteren Teil des Zentralkörpers *(C.K)*. 1:52.

Fig. 16. Frontalschnitt durch das Gehirn von Ichneumon obsessor ♀. *K* = stark entwickelte Kommissur des äußeren *(Ca.e)* und des inneren Kelches *(Ca.i)*. 1:80.

Tafel 3.

Fig. 17. Horizontalschnitt durch das Gehirn von Ichneumon obsessor ♀, durch die unterhalb des Zentralkörpers *(C.K)* gelegenen Ocellarglomerulen *(Gl.oc)*. 1:80.

Fig. 18. Horizontalschnitt durch das Gehirn von Xylocopa violacea ♀. 1:35.

Fig. 19—23. Frontalschnitte durch Gehirne von

Fig. 19. Colletes davicranus ♀, 1:52.

Fig. 20. Xylocopa violacea ♀, 1:40.

Fig. 21. Osmia cornuta ♀, 1:40.

Fig. 22. Chalicodoma muraria ♀, 1:40.

Fig. 23. Megachile lagopoda ♀, 1:52.

Fig. 24. Anthidium septemdentatum ♀, 1:52.

Fig. 25. Andrena fulva ♀, 1:45.

Fig. 26. Halictus quadristrigatus ♀, *UT* = Unterer Teil des Fasciculus superior anterior, 1:52.

Tafel 4.

Fig. 27—31. Frontalschnitte durch die Gehirne von

Fig. 27. Eucera longicornis ♀, 1:52.

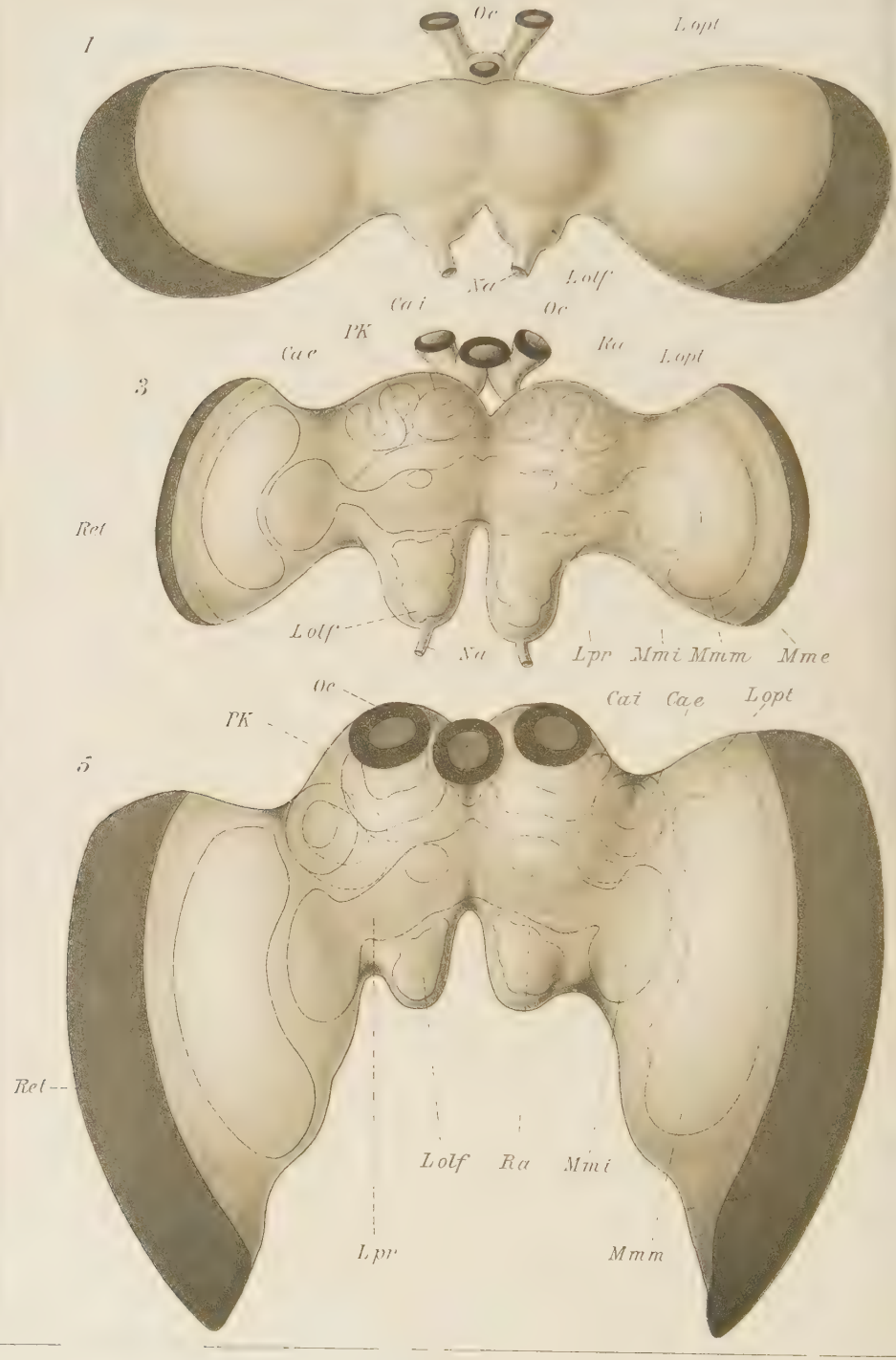
Fig. 28. Anthophora vulpina ♀, 1:40.

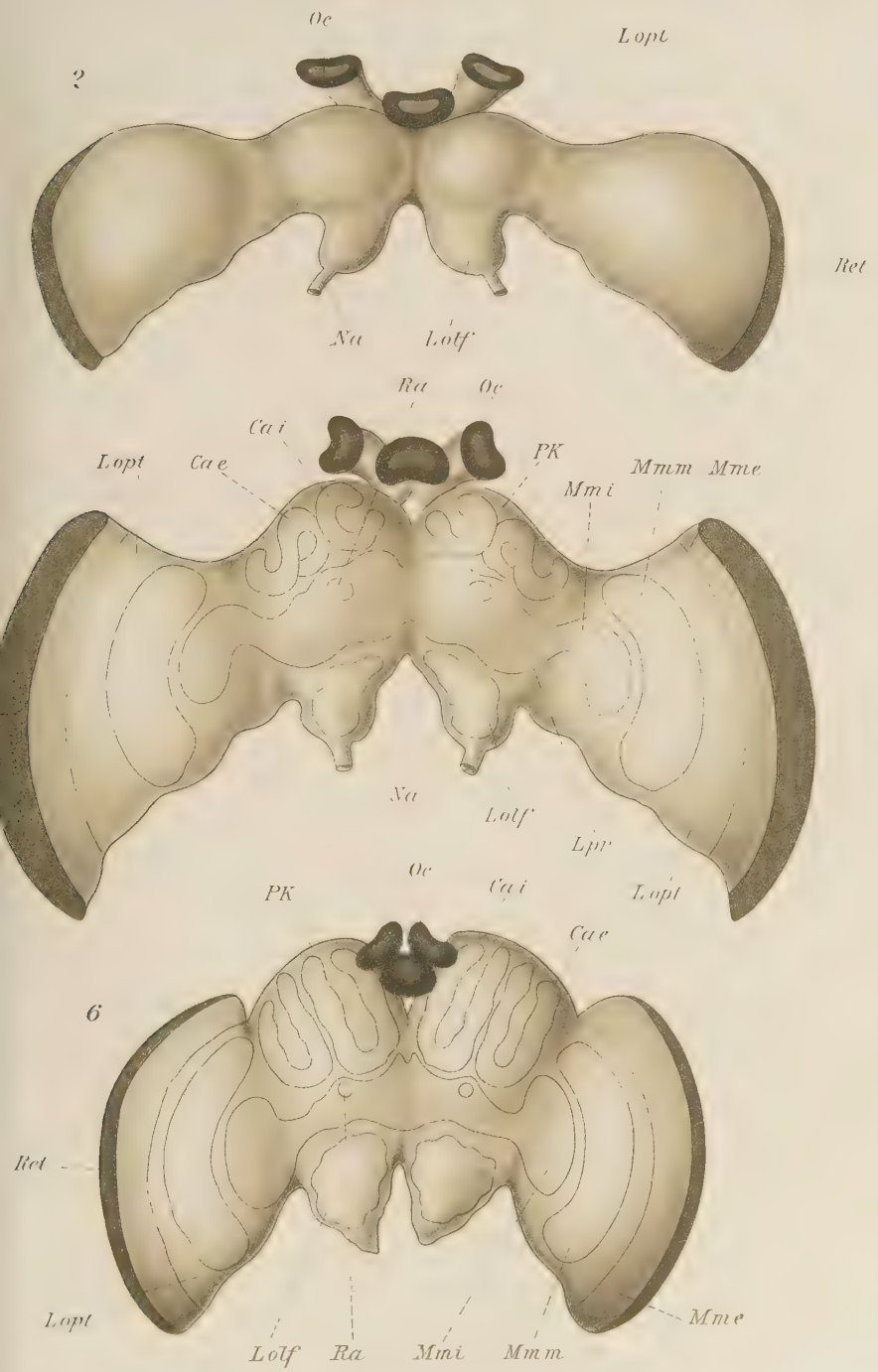
Fig. 29. Bombus agrorum ♀, 1:40.

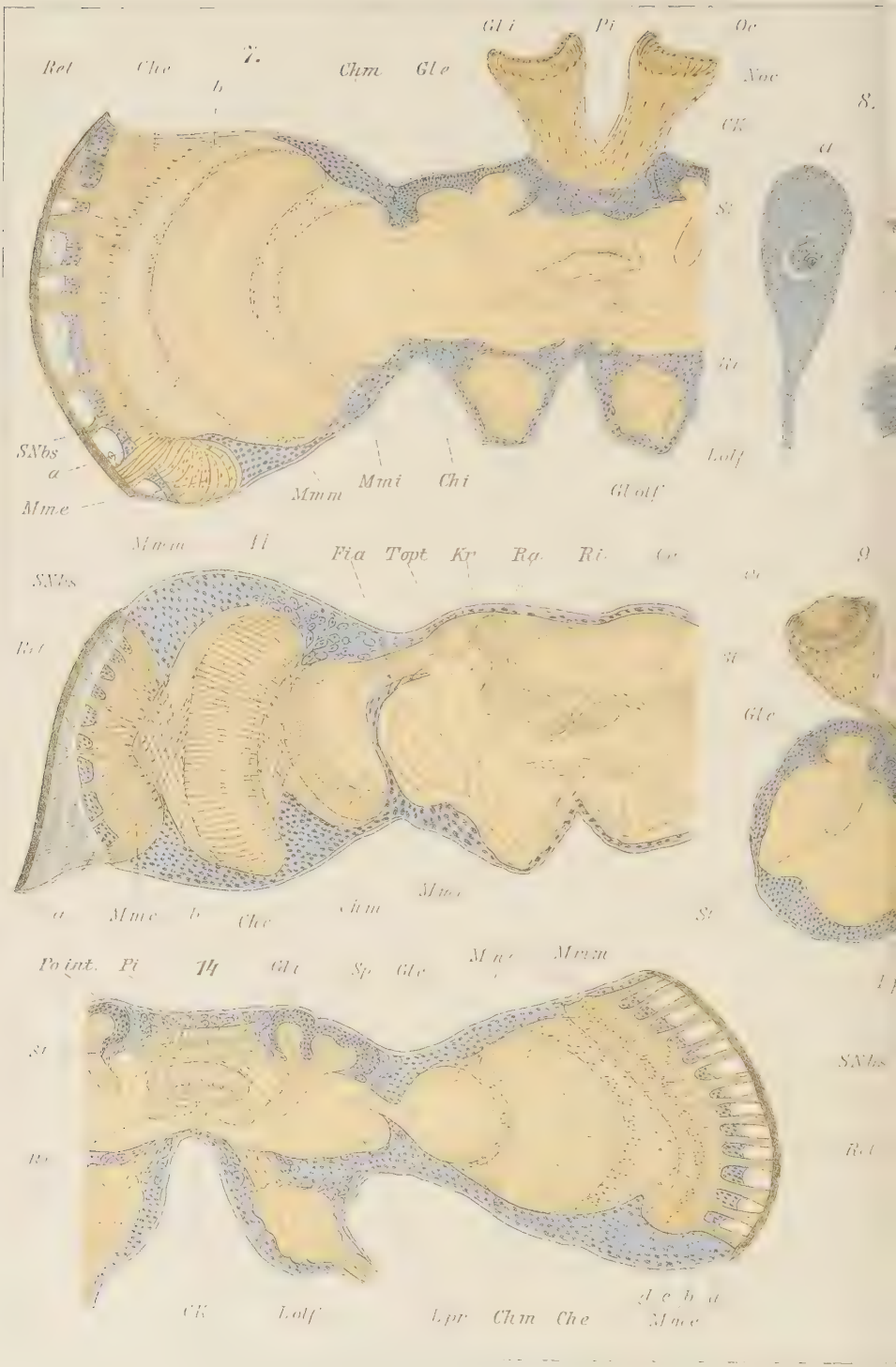
Fig. 30. Psithyrus vestalis ♀, 1:40.

Fig. 31. Vespa vulgaris ♀, 1: 40.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.


1
Oc
Lopt
Na
Lolf
3
Cai
Oc
PK
Cae
Ra
Lopt
Ret
Lolf
Na
Lpr
Mmi
Mmm
Mme
5
Oc
Cai
Cae
Lopt
PK
Ret
Lolf
Ra
Mmi
Lpr
Mmm

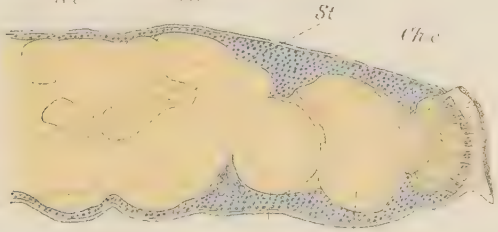

Oc
Lopt
2
Ret
Na
Lolf
Ra
Oc
Cai
Lopt
Cae
PK
Mmm
Mmi
Mme
Na
Lolf
Lpr
Oc
PK
Cai
Lopt
Cae
6
Ret
Lopt
Mme
Lolf
Ra
Mmi
Mmm


7.
Ret
Che
Chm
Gle
Gli
Pi
Oc
Noc
CK
8.
SNbs
a
Mme
Mmm
Mmi
Chi
Lolf
Glolf
11
Fia
Topt
Kr
Ra
Ri
9
Gle
Mme
Che
Chm
Point.
Pi
14
Gli
Sp
Gle
Mmm
SNbs
CK
Lolf
Lpr
Chm
Che
Mme

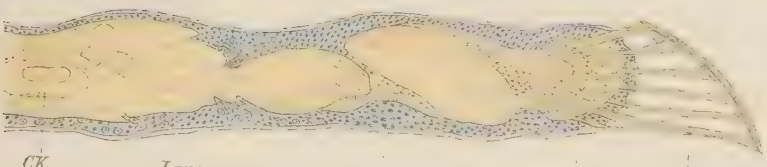
12

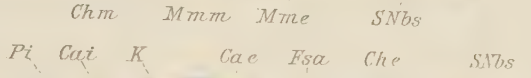
CK
Che
Oc
Gli
Glv
Lpr
Mmm
Mmi
Ri

13

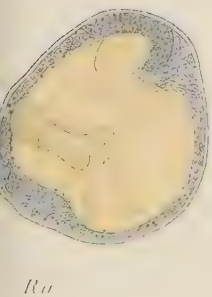

Ri
Ra
St
Che
Rei
Lpr
SNbs
Mmi
Mmm
Mme

15


Ri
Ra
Mxi
Che
Lcl
CK
Lpr
Chm
Mmm
Mme
SNbs


Pi
Cai
K
Cae
Fsa
Che
SNbs

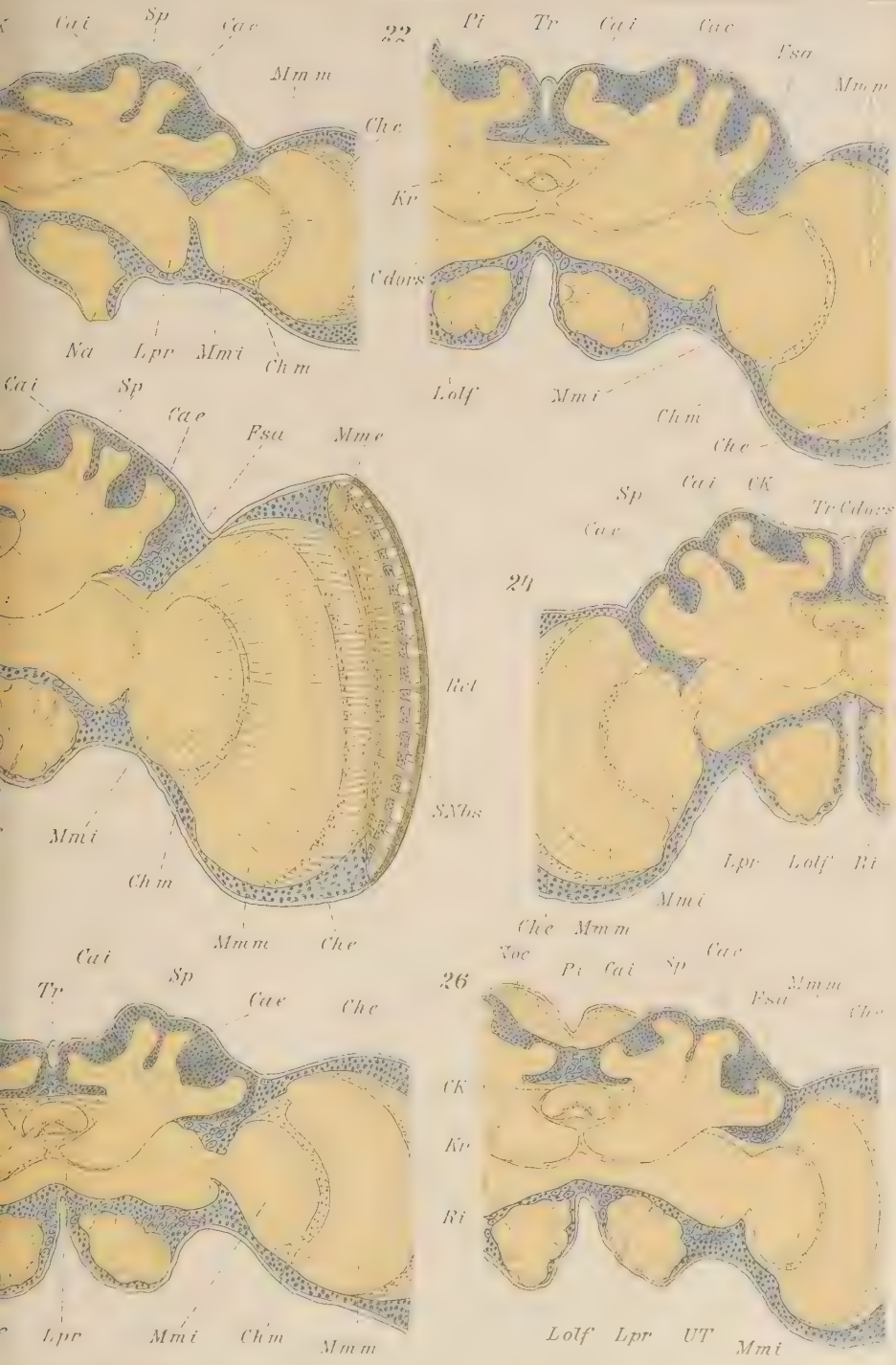
10

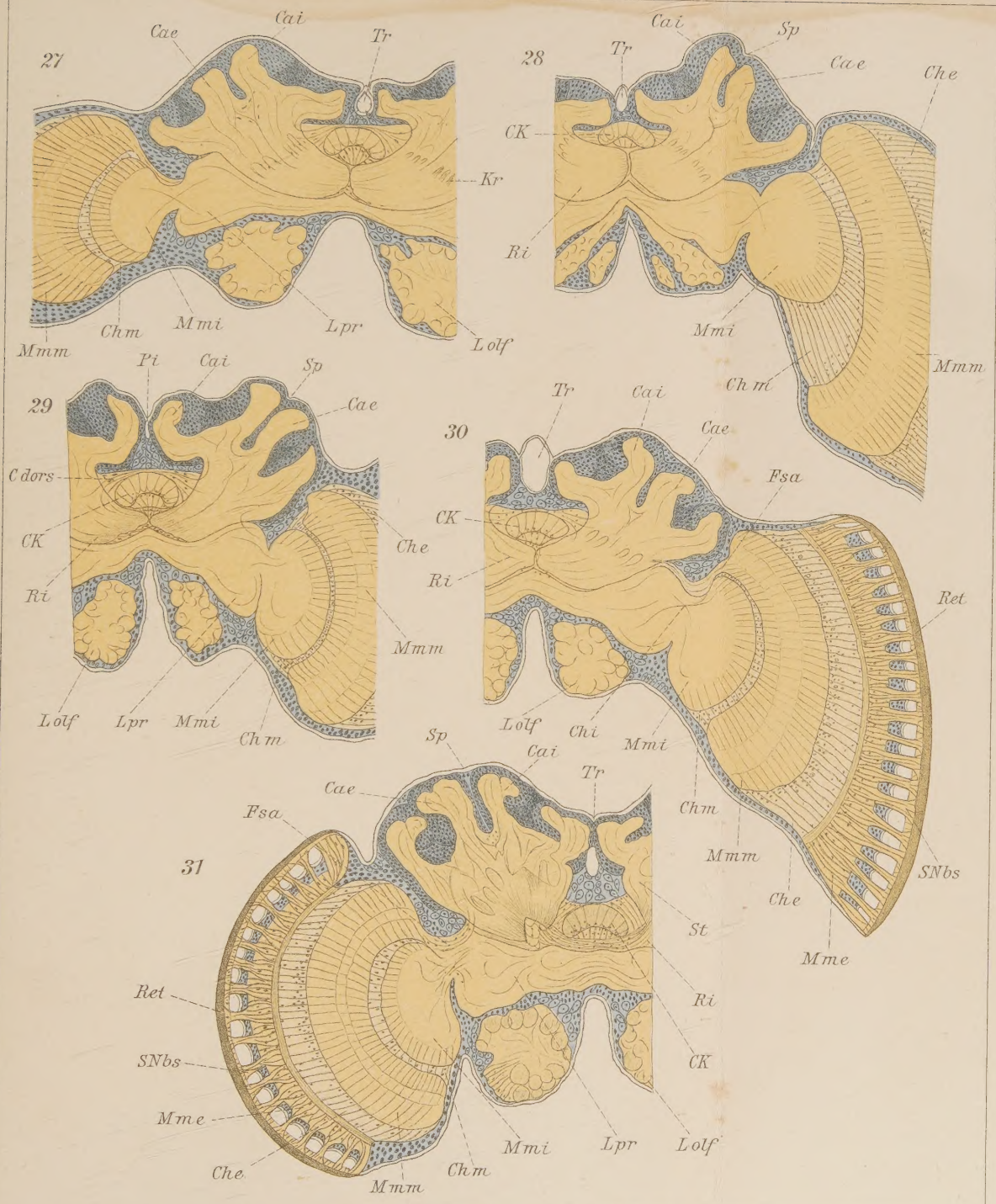

Gli
Ra

16

Cdvs
CK
Ri
Ri
Lclf
Lpr
Mmi
Mmm
Mme
Rei

17
Ret
Che
Mmm
Ri
Ra
St
Chm
Mmi
Chi
Ra
Fsa
Mmm
Gloe
18
Iict
Chm
Che
Mme
SNbs
Mmi
Lpr
Fsp
Noc
Pi
Cai
20
Che
Chm
Cae
CK
Ri
Lolf
Mmi
Sp
Cai
Tr
Ret
Mmm
Mme
SNbs
21
Che
Cae
Chm
Mmm
Mmi
Lpr


Cai
Sp
Cae
Mmm
Chc
Na
Lpr
Mmi
Chm
22
Pt
Tr
Cai
Cae
Fsa
Mmp
Kr
Cdors
Lolf
Mmi
Chm
Chc
Cai
Sp
Cae
Fsa
Mmc
Mmi
Chm
Mmm
Chc
Sp
Cai
CK
Tr Cdors
Cae
24
Rct
SNbs
Lpr
Lolf
Ri
Mmi
Chc
Mmm
Cai
Tr
Sp
Cae
Chc
Lpr
Mmi
Chm
Mmm
Xoc
Pt
Cai
Sp
Cae
26
Fsa
Mmm
Chc
CK
Kr
Ri
Lolf
Lpr
UT
Mmi


27
Cae
Cai
Tr
Kr
Chm
Mmi
Lpr
Mmm
Lolf
28
Cai
Sp
Tr
Cae
Che
CK
Ri
Mmi
Chm
Mmm
29
Pi
Cai
Sp
Cae
Cdors
CK
Ri
Che
Mmm
Lolf
Lpr
Mmi
Chm
30
Tr
Cai
Cae
Fsa
CK
Ri
Ret
Lolf
Chi
Mmi
Chm
Mmm
Che
SNbs
Mme
31
Sp
Cai
Tr
Cae
Fsa
St
Ri
CK
Ret
SNbs
Mme
Che
Mmm
Chm
Mmi
Lpr
Lolf

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.